مقدمة في

وراثة العشائر والوراثة الكمية

أستاذ دكتور

هاشم أحمد حسين

أستاذ الوراثة

كلية الزراعة - جامعة القاهرة

فبراير ٢٠٠٢

PROF. DR. H. A. S. HUSSEIM
FAC. AGRIC UNIV CAiRO
GIZA - EGYPT

محتويات الكتاب

الموضوع | الصفحة

" بسم الله الرحمن الرحيم "

مقدمة المؤلف

تفتقر المكتبة العربية إلى الكثير من المراجع في مجالات مختلفة من العلوم الحديثة • وبالرغم من حركة الترجمة النشطة — من اللغات المختلفة إلى العربية في الحقبة الأخيرة، إلا أنّ كثيرا من العلوم البيولوجية • ومن بينها علوم الوراثة • لم تنل قسطا كافيا من الاهتمام • ونظرا لأهمية وراثة العشائر والوراثة الكمية في مجالات التحسين الوراثي للنبات والحيوان • بل وتحسين الجنس البشري • فقد رأيت من واجبي أن أحاول تقديم هذا الفرع من علوم الوراثة في صورة مقدمة لطلاب كليات الزراعة والطب البيطري والطب البشري • وأيضا للمشتغلين بعلوم تربية الحيوان والنبات •

إن الكمال لله وحده • لذلك فانني أرحب بكل نقدٍ بنّاءٍ لهذه الطبعة الأولى، راجيا من كل من له أية ملاحظات أن يعرضها عَليّ عسى أن تعينني في تحسين الطبعات التالية •

والله ولي التوفيق

مارس ١٩٨٨ — دكتور / هاشم أحمد حسين

رقم الايداع بدار الكتب: ١٩٩٠/٣٢٩٢

الجزء الأول

وراثة العشائر

الباب الأول

الجينـــات في العشائـــــر

Genes in Populations

مقدمـــة :

نشأ علم وراثة العشائر ـ كأحد فروع علم الوراثة في الثلث الاول مـن القرن العشرين . وبالرغم من نشأته الحديثة نسبيا ألا أنه نما بسرعـة وأصبح له نظرياته وقوانينه وقواعده الراسخة . ويعتبر هذا العلم مـن أهم علوم الوراثة التي لها مجالات تطبيقية واسعة في تربية النبات والحيوان ، وقد امتد ليشمل السلوك الوراثي في العشائر الادمية ،كما أنه يرتبـط ارتباطا مباشرا بعلوم التطور ونشأة الانواع . والدارس لهذا العلم يجب أن يكون ملما بمبادئ علم الاحصاء البيولوجي . ولا يمكن لأي مربي نبات أو مربي حيوان أو أخصائي لتحسين الجنس البشري أن يدرس سلـوك الصفات القياسية Metric characters (الكمية Quantitative) ما لم يكن ملما بدرجة كافية بأسس وقواعد هذا الفرع من علوم الوراثة . ومع التقدم الحديث في البيولوجيا الجزيئية ، امتد هذا العلم ليشمل التطور الجزيئي الذي يبحث في تفهم العلاقات التطورية بين المجموعـات التقسيمية من الكائنات الحية المختلفة ، عن طريق مقارنة تراكيب كروموسوماتها وجيناتها ونواتج هذه الجينات ، بهدف توضيح تطور الأطقم الجينيـة الحديثة من خلال الاطقم الجينية البدائية ، حيث أن ذلك قد يفيـد في التطعيم الجيني بين الكائنات بدائيات النوى والكائنات مميزات النـوى ، وهو ما يعرف حديثا بتكنولوجيا الهندسة الوراثيـة .

وسوف نتناول فى هذا الكتاب سلوك الجينات فى العشائر المختلفة وما يطرأ عليها من تغيرات عبر الأجيال المختلفة ،ثم بعد ذلك نتناول سلوك الجينات التى تحكم الصفات الكمية وكيفية توارثها وتحليلها .

الجينات فى العشائر : Genes in populations

بينت الدراسات الوراثية التقليدية أن الجينات التى تحكم صفات بعض الافراد أو العائلات تسلك سلوكا مندليا ،كما أن القواعد التى وضعها مندل وغيره من علماء الوراثة تمكن من التنبوء بسلوك الصفات التى تحملها الافراد الناتجة عن تزاوج أبوين ، وذلك عبر الأجيال المتعاقبة . وفى الكائنات التى أمكن دراستها وراثيا باستفاضه كالدروسوفلا والذرة وغيرها ، أصبح فى الامكان الحصول منها على سلالات بها صفات مندلية حسب رغبة الباحث .

الا أن المسألة تزداد تعقيدا اذا انتقلنا من الوراثة الجزيئية أوالوراثة على المستوى الكروموسومى الى مجال الوراثة على مستوى العشيرة population فمثلا يمكن التساؤل :

(١) ما هو تأثير الطفرات التى تنشأ فى عشيرة ما خلال الأجيال المتعاقبة نتيجة للتعرض للاشعاعات النووية أو غيرها من المطفرات أو الملوثات البيئية ؟

(٢) هل تبقى التكرارات النسبية لطرز الدم فى عشيرة ما (كمنطقة القاهرة أو المنيا ، أو على مستوى المجتمع المصرى) على ما هى عليه خلال عدة أجيال ؟ أم هل يحدث تغير من جيل لآخر ؟ ولو حدث هذا

التغير ، فما هى الأسباب التى أدت الى ذلك ؟

(٣) كما قد يتطلب الأمر معرفة ما اذا كانت الطفرات المستحدثة أو الجينات الخاصة بصفة معينة تصبح بمرور الزمن أقل أو أكثر تكرارا ، أم تحتفظ العشيرة بتكرارها ثابتا دون تغير ؟

(٤) كما قد يرغب المربى استنباط طرق وأساليب لتخليص عشيرة ما من الجينات الضارة ، أو زيادة تكرار الجينات المفيدة فى العشيرة على حساب جينات ضارة أو أقل فائدة — كل هذه التساؤلات والمشاكل تجد حلولها العملية من خلال علم وراثة العشائر . واتباع أساليب الوراثة التقليدية أو المندلية البسيطة لا يمكن من الاجابة على مثل هذه التساؤلات . وعلاوة على ما سبق فان علم وراثة العشائر يعمل على استيضاح كيفية حدوث التطور العضوى Organic evolution كما سيتضح ذلك فيما بعد . ولمعرفة مصير الجينات خلال الأجيال المتعاقبة ، يتطلب الامر أن نعرف الكثير عن عشائر الكائنات الحية وكذلك عن الافراد داخل هذه العشائر ، حيث أنه من خلال افراد العشيرة يمكن أن يتقرر مصير كثير من الجينات . فمثلا القدرة التناسلية reproductive ability (أو نسبة الخصوبة fertility ratio) لأفراد حاملين لجين معين قد تخل بالخصائص التالية للعشيرة :

١ — تكرار هذا الجين فى العشيرة .

٢ — حجم العشيرة .

٣ — الأطقم الجينية genomes للأفراد الآخرين فى العشيرة .

٤ — العوامل الاخرى التى قد تشمل العلاقة بين العشيرة ومختلف الظروف البيئية المحيطة بها وضمنها العشائر الأخرى .

وعلاوة على ذلك ،تستمر الحياة وتتطور من خلال الزمان والمكان . ويلعب الكائن بمفرده — من خلال هذين البعدين دورا محدودا ،لكن العشيرة ككل هى العامل الحاسم فى توزيع الكائنات خلال المناطق الجغرافية المختلفة ، وفى قدرة هذه الكائنات على الاستمرارية خلال الأزمان المختلفة . ومن ثم ،فبالرغم من تواجد الجينات داخل خلايا الافراد ،فانّ مصير هؤلاء الأفراد وبالتالى مصير جيناتهم مرتبط ارتباطا وثيقا بخصائص العشيرة ككل .

وهناك بعض الاتجاهات يجب أن تؤخذ فى الاعتبار عند الانتقال من دراسة الوراثة على مستوى الفرد أو العائلة أو الجين ... إلخ ،إلى دراسة الوراثة على مستوى العشيرة ، ويمكن تلخيص هذه الاتجاهات فيما يلى :

(١) يجب أن يتحوّل التركيز من الفرد ،زوج القواعد ،الجين الموقع أو السلالة الى مجموعة كبيرة من الأفراد — أى العشيرة Population.

(٢) يجب أن يركز الاهتمام على التباين Variation فبينما يبحث دارسى الوراثة الجزيئية أو الجينية أو الكروموسومية عن تقليل مجال التباين — باستعمال السلالات النقية Pure lines ،أو الجينات الثابتة والانظمة الانزيمية المتجانسة — فانّ الدارس لوراثة العشائر ينصب اهتمامه الأساسى فى الاختلافات — فى كمية التباين داخل العشيرة وفى الطريقة التى تتغيّر بها الجينات أثناء مراحل التطور المختلفة ، حيث أن بعض الظواهر التى قد يهتم بها الدارس لوراثة العشائر ربما قد تحتاج إلى آلاف أو ملايين السنين لكى تحدث.

يوجد ثلاثة مجالات من الدراسة فى علم وراثة العشائر ،يمكن تلخيصها فيما يلى :

(١) تعـدد المظاهر Polymorphism :

وربما تكون أبرز خصائص أى عشيرة طبيعية Natural populations هو تباينها • ويتضح هذا التباين اذا أخذنا فى الاعتبار -مثلا الجنس البشرى ،لاننا تعودنا على الاحساس بالاختلافات فى الصفات الادمية : كمظهر الانسان ،شخصيته وجنسه وسلوكه وغير ذلك من الصفات الادمية الأخرى •

وربما يكون الأمر أقل وضوحا إذا أخذنا عشيرة من الذباب أو من الفئران أو غيرها ،إلاّ أنّ التباين موجود بالرغم من ذلك• ومن الناحية الوراثية يقال أن العشيرة الطبيعية متعددة المظاهر Polymorphic • وفى عام ١٩٦٦ قام ليونتين Lewontin وهابى Hubby بدراسة أول تحليل شامل لتعدد مظاهر البروتين فى العشائر الطبيعية للدروسوفلا سيد وأبسكيورا Drosophila pseudoobscura وذلك باستعمال طريقة التفريد الكهربى فى الجل للبروتين Gel-Electrophoresis ،واستطاعوا أن يميزوا أنواعا مختلفة من البروتينات Proteins تختلف من فرد لآخر داخل العشيرة •

وقد أعطت الدراسات التى تلت ذلك فى عشائر أُخَر متباينة كالانسان والفئران والشوفان البرى والشعير البرى نفس النتائج : وهى وجود كثرة فى تعدد مظاهر البروتين polymorphism عند ما يبحث عنها • ويشير تعدد مظاهر البروتين الموجود فى عشيرة ما لوجود الأليلية Allelism داخل العشيرة • ويُقَدَّر أنّ حوالى ٢٠ إلى ٥٠٪ من جميع مواقع الجينات

التركيبية St.genes الموجودة فى نوع ما من الكائنات توجد فى صور أليلية من أثنين أ و أكثر من الأليلات فى أى عشيرة . إن أكتشاف التباين فى جين ما وعلى مستوى البروتين قد شجع على البحث فيما يسبب استمرارية تعدد المظاهر فى عشيرة ما .

(٢) التطور Evolution :

وصف ليفونتين Lewontin التطور بأنه عملية تحوّل التباين داخل عشيرة ما إلى تباين فى عشائر مختلفة فى المكان (نشأة وتنوّع السلالة) ، والزمان (تطورالسلالة) . لذلك فإن وجود تعدد المظاهر وحدوث التطور ظاهرتان شديدتا التلازم . وتعتبر نظرية داروين — والاس (١٨٥٨) عن الانتخاب الطبيعى Natural Selection أكثر النظريات بروزا بالنسبة للقوة الدافعة لعملية التطور البيولوجى . وتنص هذه النظرية على :

" أنه طالما تنشأ متغيرات وراثية Genetic variants داخل عشيرة ما ، فإن الأصلح سيكون ذا ميزة انتخابية ، وسيكون له فرصة أفضل لكى يكوّن نسلا عن بقية أفراد العشيرة وحيث أن الأصلح يستمر فى التمتع بقابلية أكثر للحياة والتكاثر ، فبالتأكيد ستنشأ أنواع جديدة بواسطة التطور ".

وتوجد قوى دافعة أخرى خلاف الانتخاب الطبيعى يُعتقد أنها تقف وراء الظواهر التطورية ، الا أن الاهتمام الاكبر مُوجّه ناحية الانتخاب الطبيعى .

(٣) نظرية وراثة العشائر Population Genetics Theory :

يوجد مجال بحث رئيسى آخر فى مجال وراثة العشائر ،الا وهو ابتكار النظرية الكمية لتوضيح القوانين التى تحكم العشائر الطبيعية وحركتها . وعند وضع هذه النظرية ، لا بد أنها تطبق بدقة على العشائر الموجودة لكى نتنبأ ،على سبيل المثال ، بمراحلها التطورية ، أو استجاباتها لمتغيرات معينة فى البيئة . وتُشتق النظرية الحالية من مصادر عدة ،وربما معظم الناحية الاساسية فيها من أعمال فيشر R.A. Fisher وهالدين J.P.Haldane وسيوال رايت S.Wright . وهذه النظرية مازالت بعيدة عن المرحلة التى يمكن فيها استعمالها لعمل تنبؤات تفصيلية عن العشائر المركبة ،إلا أنها تخدم كدالة Function هامة حتى فى أثناء تطويرها ، فبمجرد أن تتكون أفكار نظرية جديدة ،فإنها تقترح طُرُقا تجريبية جديدة لدراسة العشائر الطبيعية . والمعلومات الجديدة الناشئة من مثل هذه الدراسات تقترح بدورها تحويرات فى النظرية . وبمعنى آخر ،تكون النظرية والتجربة متلا زمتين بشدة فى وراثة العشائر ،وغالبا أكثر وضوحا عما فى الوراثة الجزيئية والكروموسومية .

تعريف العشيرة Population :

يقصد بالعشيرة Population أى تجمع لكائنات حية ـ لذلك يمكن اطلاق لفظ عشيرة على مجموعة من الاشجار تنمو معا فى غابة أو على مجموعة من الاسماك تعيش فى بحيرة أو مجموعة من ذباب الدروسوفلا تعيش فى منطقة معينة . . الخ. ويهتم علم وراثة العشائر بدراسة الجينات فى مختلف عشائر الكائنات الحية .

العشيرة المندليـــــــة Mendelian Population :

العشائر المندلية هى العشائر التى تتكون من افراد تتزاوج فيمـــا بينها تزاوجا جنسيا عشوائيا Random mating ،أى أن فرصة التزاوج بيـــن أى فرد وآخر تكون متساوية بالنسبة لبقية أفراد العشيرة • وطالما أن القوانين المندلية تنطبق على انتقال الجينات بين أفراد هذه العشيرة — فقد أطلق سيوال رايت S.Wright لفظ " عشيرة مندلية " على مثل هذه المجموعة مـــن الأفراد وبناء على ذلك يعتبر النوع Species هو أكبر العشائر المندلية ، إذ أنّ الحد الأقصى للتزاوج الخلطى هو النوع الواحد • فالنوع البشرى — مثلا — هو عشيرة كبيرة واحدة مقسمة إلى عشائر أصغر أو سلالات،وهـــذه تقسّم بالتالى الى تجمعات Groups،أو مجموعات لغوية وقومية ودينيـــــة واقتصادية ، ويحدث بين أفراد كل مجموعة تزاوج أكثر مما بين أفراد كـــل مجموعتين • ويلاحظ أن الكائنات التى تتكاثر لا جنسيا Asexually propagating لا تدخل ضمن العشائر المندلية • كما أن الكائنات الـــتى تتزاوج ذاتيا — مثل نباتات القمح والشعير والبسلة — الخ — لا تعتبر عشائر مندلية — وذلك لعدم حدوث تزاوج عشوائى فيما بين افرادها •

العينـــة من العشـــــيرة :

حيث أنه من الصعوبة اجراء التحليلات الاحصائية والوراثية على جميـــع أفراد عشيرة ما للتوصل الى الثوابت الحقيقة لها ،لذلك كان الاحتياج الـــى الحصول على الثوابت التقديرية للثوابت الحقيقية هو الاساس فى تحديد السلوك الوراثى للعشيرة • وتتوقف دقة الثوابت التقديرية وتمثيلها لجميع أفراد العشيرة أصدق تمثيل ،على أخذ عينة عشوائية منها تمثل المجموع تمثيلا صادقا •

وللتوصل الى الاستدلالات عن خاصية العشيرة ،يجب أن تكون العينات مأخوذة منها بطريقة غير متحيزة unbiased •

ويقصد بالعينة العشوائية Random sample،أن كل فرد في العشيرة له نفس الفرصة كأى فرد آخر أن يُنتخب كممثل للمجموع • بمعنى أنه يجب ألا يكون هناك تحيز فى اختيار فرد معين دون الآخر ،لأنه اذا حدث ذلك فيكون الاختيار هنا مبنيا على تركيب وراثى معين ،وبالتالى تحدث زيادة فى مثل هذا التركيب الجينى فى أفراد العشيرة فى الأجيال التالية •

لذلك فان مثل هذه العينات المتحيزة biased لا تمثل العشيرة تمثيلا حقيقيا • وتجدر الملاحظة —عند أخذ أى عينة —أن جميع النظريات الرياضية المستعملة فى الاحصاء الوراثى مبنية على أساس العينة العشوائية • كما أن الشرط الأساسى فى تمثيل العشيرة المندلية هو تزاوج الأفراد تزاوجا عشوائيا • وأخذ عينة من هذه العشيرة يجب أن يكون بدون تحيز لأيٍّ من الأفراد • فكلما قربت العينة من هذه الحالة ،كلما قربت النتائج من الحقيقة والتى تمثل العشيرة الأصلية أصدق تمثيل • ويختلف حجم العينة باختلاف نوع الكائن ،وكذلك تبعا لعدة ظروف مثل :

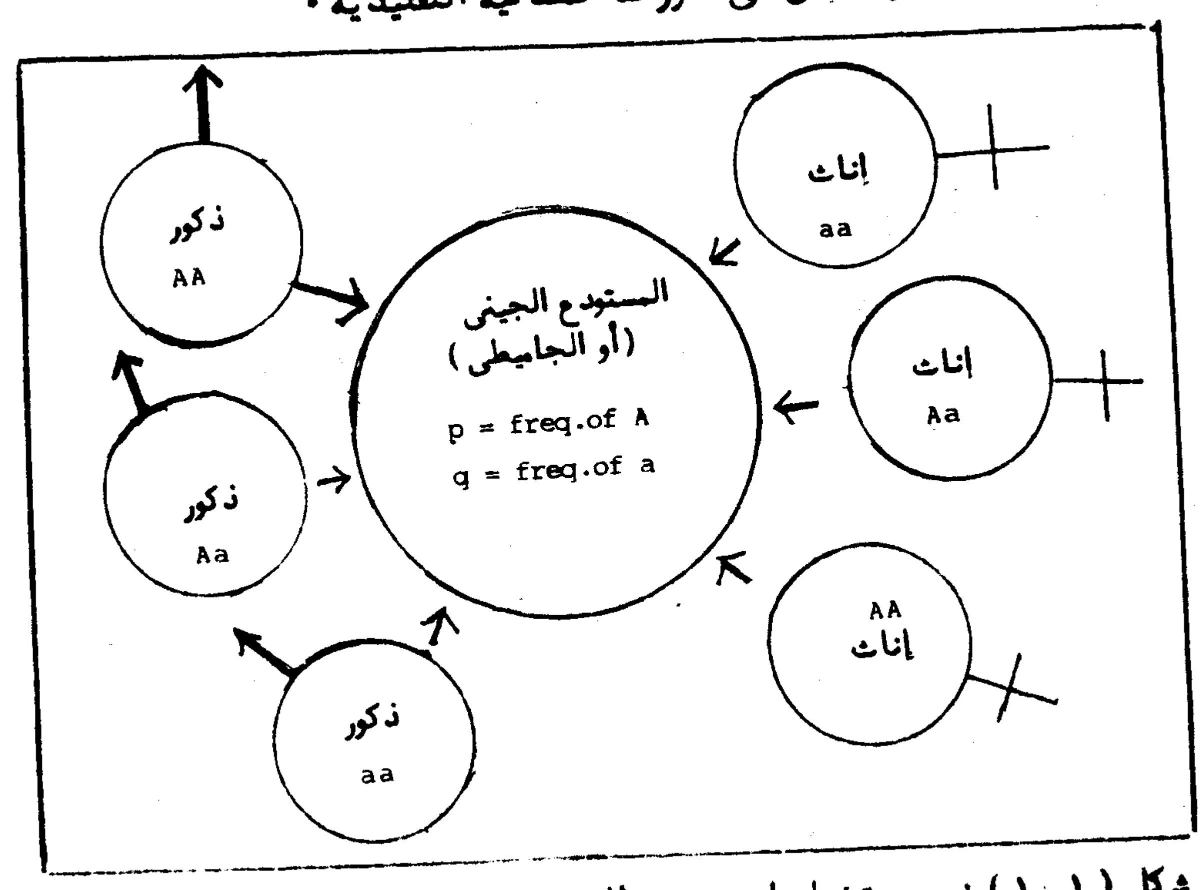
(١) التكاليف • (٢) الدقة المطلوبة • (٣) حجم الكائن •

إلاّ أنه كلما زاد عدد أفراد العينة كانت النتائج أقرب إلى الواقع •

المستودع الجينى : Gene pool

لو تخيلنا أن كل الجاميطات الناتجة من عشيرة مندلية هى عبارة عن خليط (من الناحية النظرية) لكل الجينات التى سوف ينشأ منها الجيل

التالى ، فإنه يمكن إطلاق لفظ " المستودع الجينى Gene pool على كل الجينات الموجودة فى الجاميطات التى يكونها أفراد العشيرة الناضجين جنسيا ،ذكورا واناثا ـ وقد يستعمل المصطلح " المستودع الجاميطى Gametic pool " لنفس الغرض. ويعتبر المستودع الجينى للعشيرة هو المصدر الذى تؤخذ منه عينات عشوائية من الجاميطات لتكون زيجوتات الجيل التالى . ومن ثم فالعلاقة الوراثية بين جيل ما والجيل الذى يليه على مستوى العشيرة مشابهة تماما للعلاقة الوراثية بين أحد الابوين ونسله . ولما كانت تكرارات الجينات فى الجيل الجديد ،سوف تتأثر الى حد ما ، بتكرارات نفس الجينات فى الجيل السابق ، فانه يمكن القول أن تكرارات الجينات هى التى تتوارث فى العشائر ،أكثر من الجينات فى حد ذاتها ـ كما هو الحال فى الوراثة المندلية التقليدية .



شكل (١ـ١) : رسم تخطيطى يوضح المقصود بالمستودع الجينى .

الباب الثانـــــــى

قانون هـــــــاردى - فاينبـــرج

Hrady-Weinberg Law

العشائر المتزنة وقانون هاردى - فاينبرج :

تستمد نظرية وراثة العشائر جذورها من القاعدة التى وضعها كل من العالم الانجليزى هاردى " Hardy " والعالم الالمانى فاينبـــــرج Weinberg كلٌ على حده عام ١٩٠٨ ،حيث أنهما درسا سلوك الجينـــات فى العشائر النموذجية (وهى التى يقصد بها العشائر المندلية)،والعشيرة النموذجية لها خاصيتان أساسيتان ،نادرا ما توجدان فى العشائـــر الطبيعية Natural Populations وهما :

(١) يفترض فى العشيرة المندلية أن أفرادها تتزاوج فيما بينها عشوائيا .

(٢) يفترض أن تكون العشيرة كلها متوازنة وراثيا .

وكما سبق الذكر ،فالتزاوج العشوائى Random mating يعنى أنَّ أىَّ أنثى بالغة - بشرط أن تكون قادرة فسيولوجيا - لها فرصة متساوية لأنْ تتزاوج مع ذكر قادر فسيولوجيا داخل العشيرة . وبمعنى آخر يتم التـــزاوج بين أفراد العشيرة دون تحيّز بالنسبة للتركيب الوراثى Genotype أو المظهر Phenotype . وفى العشيرة المتزنة وراثيا لا تتأثر تكرارات الجيـــن Gene frequencies بواسطة أية ضغوط تطورية وتبقى كما هى ، أىْ أنّ أىّ جين فى العشيرة لم يعد له أفضلية تواؤمية للبيئة السائدة عن غيره . ولا توجد جينات فى العشيرة تدخل فى تغيرات طفوريـــة .

التكرار الجيـــنى Gene frequency :

كان الاعتقاد السائد بين علماء الوراثة المندلية أن الجينــــات

(الأليلات) السائدة أكثر تكرارا من الاليلات المتنحية وهذا الاعتقاد بنى على أساس أنّ الاليل السائد يتوارث منذليا بنسبة ٣ سائد الى ١ متنحى • لكن فى الحقيقة كثيرا من الاليلات السائدة - كجين الاصابع القصيرة brachydactyly مثلا - يتواجد بتكرارات قليلة جدا فى العشائر الادمية مما أعطى الدليل على أن الاليلات السائدة والاليلات المتنحية فى العشائر لا تتبع السلوك المندلى التقليدى •ولكنها تتواجد بتكرارات ثابتة - تحت شروط معينة • ومن ثم فتكرارات الجينات فى العشيرة لا تعتمد على السيادة dominance أو التنحى recessiveness•

وتختص قاعدة هاردى - فاينبرج بتكرارات كل من الاليلات والطرز الجينية genotypes الاصيلة homozygous• والخليطة heterozygous فى العشائر المندلية • وليس صحيحا أن الاليلات السائدة dominant alleles تكون أكثر تكرارا •والمتنحية recessive alleles تكون نادرة أو أقل تكرارا • أو أنّ الأفراد ذوى المظهر المتنحى لا بد وأن يظهروا فى العشائر بنسبة ٢٥٪ أو بأى نسبة معينة أخرى • ولقد بين هاردى وفاينبرج أنّ العشائر تحتوى على الصفات السائدة والمتنحية بأى نسبة •ولقد وضعا قانونهما الذى ينص على :

"فى العشائر المندلية ذات التزاوج العشوائى وفى غياب القوى التى تغيّر من تكرارات الجين •تميل التكرارات النسبية لكل أليل جينى أن تبقى ثابتة من جيل الى جيل "•

ونظرا لاهمية هذا القانون •يجب أن نتفهم طريقة استخلاصه•

ويقصد بالتكرار الجينى gene frequency بيان ما إذا كان جين معين نادراً أو موجوداً بكثرة فى العشيرة • وذلك بالنسبة للاليلات الأخر

الموجودة لنفس الجين فى نفس العشيرة .

ثبات التكرار الجيني في العشيرة :

لقد أثبت كل من هاردى وفاينبرج عام ١٩٠٨ أن التكرارات الجينية فى العشائر المندلية ثابتة من جيل للذى يليه ، اذا توفرت فى العشائر شروط معينة . ويمكن توضيح ذلك بالمثال التالى :

القدرة على تذوق المادة الكيمائية فينيل ثيوكارباميد (PTC) تعتمد فى توراثها بين الآدميين على التفارق فى جين واحد ذى أليلين (t,T) وأليل القدرة على التذوّق (T) سائد على أليل عدم القدرة على التذوق (t) ، ومن ثم فالافراد الخليطون Tt ذواقون مثل الافراد (TT) بينما الأفراد (tt) هم غير الذواقين فقط . فلو فرض وأننا اخترنا عشيرة أولية تتكون من عدد فرضى من كل تركيب وراثى (طراز جينى) ،فقد يطرح السؤال التالى نفسه :

ماذا سيكون تكرار هذه الجينات (الاليلات T ، t) بعد عدة أجيال ؟
فعلى سبيل المثال ،لو أننا وضعنا فى جزيرة ما عدداً من الاطفال بالنسبة التالية :

٤٠ر٠ TT : ٤٠ر٠ Tt : ٢٠ر٠ tt

فيكون التكرار الجينى فى هذه العشيرة المتكونة من جديد هو :

T = ٤٠ر٠ + ٢٠ر٠ = ٦٠ر٠

و t = ٢٠ر٠ + ٢٠ر٠ = ٤٠ر٠

أيضا دعنا نفترض أن عدد الافراد فى العشيرة كبير وأن القدرة على التذوق وعدم القدرة على التذوق لا تأثير لها على : الحيوية (أو القابلية

للحياة) ـ الخصوبة ـ التجاذب بين الجنسين .

وعند ما يصل هؤلاء الأطفال إلى طور البلوغ فإنّ كلا من الطرفين سوف يختار قرينه عشوائيا بغض النظر عن قدرته على التذوق . والتزاوج بين أى تركيبين وراثيين سوف يمكن التنبؤ به كلية على أساس تكرار تواجد كل منهما فى العشيرة . وكما هو موضح فى الجدول (٢ـ١) يمكن أن يحدث تسعة طُرُز للتزاوج منها ثلاثة عكسية لبعضها وهى : (٢، ٤) و(٣، ٧)و (٦، ٨) ، وفى المجموع يوجد ٦ طرز مختلفة التوافيق بين هذه الطرز الجينية وهذه سوف تعطى نسلا بالنسبة الموضحة فى الجدول (٢ـ٢) .

جدول (٢ ـ ١) : توافيق طرز التزاوج العشوائي وتكراراتها النسبية فى عشيرة تحتوى على : 0.40 TT ,040 Tt , 0.20 tt

♀♀ \ ♂♂	TT 0.40	Tt 0.40	tt 0.40
TT 0.40	0.16 (1)	0.16 (2)	0.08 (3)
Tt 0.40	0.16 (4)	0.16 (5)	0.08 (6)
tt 0.20	0.08 (7)	0.08 (8)	0.04 (9)

TT x TT	(1)	= 0.16
TT x Tt	(2) + (4)	= 0.32
TTx tt	(3) + (7)	= 0.16
Tt x Tt	(5)	= 0.16
Tt x tt	(6) + (8)	= 0.16
tt x tt	(9)	= 0.04
Total		1.00 = المجموع

جدول (٢–٢) التكرارات النسبية لطرز النسل الناتجة من الزيجات الموضحة في الجدول (٢–١) .

الآبـاء		نسب النسل			تكرارات النسل		
طرز التزاوج	تكرار التزاوج	TT	Tt	tt	TT	Tt	tt
TT x TT	.16	(.16)			.16		
TT x Tt	.32	$\frac{1}{2}$ (.32)	$\frac{1}{2}$ (.32)	-	.16	.16	
TT x tt	.16		(.16)			.16	
Tt x Tt	.16	$\frac{1}{4}$ (.16)	$\frac{1}{2}$ (.16)	$\frac{1}{4}$ (.16)	.04	.08	.04
Tt x tt	.16		$\frac{1}{2}$ (.16)	$\frac{1}{2}$ (.16)		.08	.08
tt x tt	.04			.04			.04
Total	1.00				0.36+0.48 + 0.16=1		

مما سبق يلاحظ أنه بالرغم من أن تكرارات التراكيب الوراثية قد تغيرت بواسطة التزاوج العشوائي ، إلاّ أنّ التكرارات الجينية لم تتغير . فبالنسبة للأليل T ، يكون تكراره الجيني = ٣٦ر٠ + $\frac{١}{٢}$ (٤٨ر٠) = ٦٠ر٠ ، وبالنسبة للأليل t ، يكون تكراره الجيني = ١٦ر٠ + $\frac{١}{٢}$ (٤٨ر٠) = ٤٠ر٠ وهي نفس التكرارات الجينية في العشيرة في الجيل السابق . وتحت هذه الظروف – وبغض النظر عن التكرارات الأوّلية للتراكيب الوراثية (الطرز الجينية) الثلاثة ، فإنّ التكرارات الجينية gene frequencies في الجيل التالي سوف تكون مماثلة لنفس التكرارات

الجينية في جيل الآباء .

فعلى سبيل المثال ، لو كان الجيل الأساسي لهذه الجزيرة المعزولة يتكون من تكرارات الطرز الجينية الثلاثة التالية : 0.25 TT, 0.70 Tt, 0.05 tt

فان التكرار الجيني لـ T : $T = 0.25 + \frac{1}{2}(0.70) = 0.60$

والتكرار الجيني لـ t : $t = 0.05 + \frac{1}{2}(0.70) = 0.40$

وهي نفس التكرارات الجينية السابق ذكرها .

وبالرغم من تكرارات الطرز الجينية الجديدة ، فان النسل الناتج مرة أخرى سوف يكون بالنسبة التالية : 0.36 TT : 0.48 Tt : 0.16 tt

انظر الجدول (٢-٣) أي أن التكرارات الجينية هي :
t = 0.40 , T = 0.60

جدول (٢-٣) : تكرارات النسل الناتج بواسطة التزاوج العشوائي في عشيرة تحتوي على تكرارات طرز جينية : TT0.25, Tt 0,70, tt 0.05

الآباء		النسل		
التزاوج	التكرار	TT	Tt	tt
TT x TT	0.25 x 0.25 = .0625	0.0625		
* TT x Tt	0.25 x 0.70x2=.3500	0.1750	0.1750	
* TT x tt	0.25 x 0.05x2=.0250		0.0250	
Tt x Tt	0.70 x 0.70 =.4900	0.1225	0.2450	0.1225
* Tt x tt	0.70 x 0.05x2= .0700		0.0350	0.0350
tt x tt	0.05 x 0.05 = .0025			0.0025
	1.0000	0.3600	0.4800	0.1600

ويترتب على ذلك استنتاجان هامـان :

(١) تحت ظروف التزاوج العشوائى (panmixis) فى عشيرة كبيرة الحجم حيث تكون جميع الطرز الجينية (genotypes) متساوية فـى حيويتها فإن التكرارات الجينية فى جيل ما تتوقف على التكرارات الجينية للجيل السابق وليست على تكرارات الطرز الجينية genotypes لهذا الجيل السابق .

(٢) تكرارات الطرز الجينية التى تنتج تحت ظروف التزاوج العشوائى تتوقف فقط على التكرارات الجينية .

مما سبق يتضح أنّ الجينات هى الوحدات الثابتة فى العشيرة وليست الطرز الجينية ـ ومن ثم فالتعامل معها يُمكّن من التنبوء بتكرارات هذه الطرز الجينية فى الأجيال المستقبلية ـ بشرط عدم تدخل عوامل خارجية تغيّر من تكراراتها ـ وبشرط حدوث التزاوج العشوائى المطلق بين جميع الطرز الجينية .

وتمشيا مع مثالنا السابق ،فانه يمكن التنبوء بأن التكرار الجينى الأولـى فى العشيرة سوف لا يتغير فى الجيل التالى أو فى الأجيال المتعاقبـة . كذلك فانه بعد الجيل الاول من التزاوج العشوائى ،فان تكرارات الطـرز الجينية سوف تبقى ثابتة ،أى تصل إلى حالة الاتـزان " Eguilibrium " .

وهذا الاتزان للطرز الجينية ،والمبنى على تكرارات جينية ثابتة وتـزاوج عشوائى يعرف "بقانون " هاردى ـ فاينبرج " للتوازن الوراثى فى العشائر المندلية Hardy - Weinberg Equilibrium .

وهو يعتبر النظرية الاساسية لعلم وراثة العشائر Population Genetics.

وفى الاجزاء التالية سوف نتناول هذا القانون عبر الاجيال المتتالية للعشيرة مستخدمين الطرق الرياضية المبسطة .

ويمكن وصف العلاقة بين التكرارات الجينية وتكرارات الطرز الجينية بأسلوب جبرى باستخدام قانون هاردى - فاينبرج كالآتى :

إذا فرضنا أن p تكرار جين معين فى عشيرة مندلية (وليكن T مثلا) و q هى تكرار أليله (وليكن t مثلا) ، يترتب على ذلك أن $p + q = 1$

ومن ثم فان تكرارات التوازن للطرز الجينية يمكن حسابها من مفكوك المعادلة ذات الحدين وهى : $(p + q)^2 = p^2(TT),\ 2pq\ (Tt),\ q^2(tt)$

فاذا كانت التكرارات الجينية لكل من T و t هى :

$p = ٠٫٦$ و $q = ٠٫٤$ على التوالى ، فأن تكرارات التوازن للأطقم الجينية سوف يكون :

$$(0.6)^2\ (TT) + 2(0.6x0.4)(Tt) + (0.4)^2 tt$$
$$= 0.36\ TT + 0.48\ Tt + 0.16\ tt = 1$$

ويمكن تصوير هذه العلاقة من الجدول الشطرنجى (صفحة ٢٥) والذى تكون فيه تكرارات الطرز الجينية هى نتيجة للاتحاد العشوائى بين الأليلات الموجودة بتكرارات قدرها p ، q .

ويمكن الوصول الى نفس النتيجة باستخدام مفكوك المعادلة ذات الحدين :

$$(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$$

وبناء على ذلك فبأى قيم لكل من p و q وتحت ظروف التزاوج العشوائى ، فإن جيلا واحدا يكفى للوصول الى حالة الاتزان لكل من التكرارات الجينية وتكرارات الطرز الجينية - ويستمر هذا التوازن حتى يحدث تغير فى التكرار الجينى .

تحديد تكرارات التراكيب الجينية في العشيرة Genotype frquencies

يقصد بذلك النسبة المئوية للتراكيب الوراثية الموجودة في العشيرة والخاصة بموقع جيني معين ،وهو يعطي وصفا للعشيرة .

مثال : التكرار النسبي للتراكيب الجينية لموقع وراثي وليكن A-a هو :

AA		Aa		aa		
0.20	+	0.30	+	0.50	=	1.0

وعلى سبيل المثال ، لو أخذنا عينتين من الناس ، من القاهرة والاسكندرية لتحديد تكرار مجموعة الدم MN ، والتي يتحكم فيها أليلان السيادة بينهما مشتركة Codominance نجد انه يوجد ثلاث تراكيب وراثية هي : NN ، MN و MM .

فاذا كانت عينة القاهرة ٥٦٩ فردا ، وعينة الاسكندرية عددها ٦٧٦ فردا وكانت النسب المئوية للتراكيب الثلاثة هي :

	NN	MN	MM			
القاهرة	١٪	١٥،٥٪	٨٣،٥٪	=	١٠٠٪	= ١
الاسكندرية	١٧٪	٥١،٥٪	٣١،٥٪	=	١٠٠٪	= ١

∴ يمكن القول بأن العشيرتين مختلفتان عن بعضهما أيضا في التراكيب الجينية ، كما أن كل عشيرة تختلف فيما بينهما أيضا .

تحديد التكرار الجيني Gene frequency :

لتوضيح ذلك نسوق المثال التالي :

ذكر العالم "لاش" Lush "عام ١٩٤٧ ، أنه بفحص ٣٠٠٠ حيوان ناتجة من ٦٠٠٠(آباء) في ماشية الشورتهون Shorthorn cattle في قطعان

بريطانية وكندية وأمريكية ، وجد أن نسبة الألوان بين هذا النسل هى :

٦ر٨٪ ذات لون أبيض white ، تركيبها الوراثى rr

٨ر٤٣٪ ذات لون طوبى Roan ، تركيبها الوراثى Rr

٦ر٤٧٪ ذات لون أحمر Red ، تركيبها الوراثى RR

ومثل هذه الالوان يمكن الحصول عليها من تزاوج آباء بيض اللون مع آخر حمر اللون ، وأن أفراد الجيل الناتج من هذا التزاوج تكون كلها طوبية اللون ، وبتزاوج هذه الافراد الطوبية فيما بينها ، يحدث انعزال للعوامل الوراثية ، وتكون نسبة الافراد فى النسل هـى :

١ أحمر : ٢ طوبى : ١ أبيض

وحيث أن اللون الأبيض له التركيب الوراثى (rr) والاحمر (RR) والطوبى (Rr) ، فاذا فرضنا أن p تمثل التكرار الجينى للاليل R وأن ٩ر٢١ ٪ من العوامل الوراثية فى الافراد الخليطة (Rr) وهى أيضا نتيجة للاليل R

∴ تكرار R = ٦ر٤٧٪ + ٩ر٢١٪ = ٥ر٦٩٪ .

أما بالنسبة للاليل r المسبب للون الابيض ، نجد تكراره فى هذه العشيرة هو :

٩ر٢١ ٪ من الاليلات فى الحيوانات طوبية اللون

٦ر٨ ٪ من الاليلات فى الحيوانات بيض اللون

٥ر٣٠٪ وهو تكرار الاليل r ، ولنفرض أنه q .

وقد حلل " لاش Lush " هذه الالوان إحصائيا ، وقارن النسب

الحقيقية الموجودة بين أفراد القطعان المختلفة والنسبة المتوقع الحصــول عليها ، ووجد أنه لا يوجد فرق ملحوظ بين النسبتين (المشاهدة والمتوقعة) فى حالتى اللون الابيض والاحمر ، لكنه وجد فرقا ملحوظا فى حالة الافــراد طوبية اللون ،كما هو موضح فى الجدول التالى :

جدول (٢ــ٤) : النسب الحقيقية والمتوقعة فى توزيع الالوان الثلاثة الماشية الشورتهون .

اللـــون	النسبة الحقيقية٪	النسبة المتوقعة٪	الفرق
أحمر RR	٤٧ر٦	٤٨ر٣	ــ ٧ر٠
طوبى Rr	٤٣ر٨	٤٢ر٤	+ ٤ر١
أبيض rr	٨ر٦	٩ر٣	ــ ٧ر٠

ويمكن تعليل الحصول على مثل هذا الفرق الملحوظ إلى أنّ مُرَبّى الحيوانات يفضلون اللون الطوبى على الألوان الاخر ، أى أن المربين يقومون باجــــراء انتخاب مستمر للأفراد طوبية اللـــون .

واذا فرض أن عدد الأفراد فى عينة من عشيرة حيوانية هو (N) وأنّ عــدد الافراد ذوى التركيب السائد الاصيل فى هذه العينة هو (D) ، وأنّ عـــدد الافراد خليطى التركيب الوراثى هو (H) وعدد الافراد ذوى التركيـــب الوراثى المتنحى هو (R) ، فبناء على ذلك يمكن تمثيل هذه المجموعة كالآتى :

التركيب الوراثى	AA		Aa		aa	
المجمـــــوع	D	+	H	+	R	= 1

ونظرا لوجود أليلين اثنين فقط لهذا الموقع الوراثى ،فإنه يلا حـــظ وجود ثلاثة تراكيب وراثية ،ولحساب تكرار كل من الأليلين a و A . يلاحظ أنّ كل فرد تركيبه الوراثى AA يحمل أليلين من A ، وأن كل فرد تركيبه الوراثى Aa ، يحمل فى تركيبه الوراثى الأليل A والأليل a .
لذلك يمكن القول بأنّ التكرار الجينى للأليل A بين هذه الافراد هو:

$$p=\frac{2D + H}{2N} \quad \text{or} \quad p = \frac{D + \frac{1}{2} H}{N}$$

وأن التكرار الجينى للأليل a هو :

$$q= \frac{2R + H}{2N} \quad \text{or} \quad q = \frac{R + \frac{1}{2} H}{N}$$

وتحت التزاوج العشوائى لا بد وأن يكون مجموع التكرار الجينـــى لكل من A و a مساويا واحدا صحيحا .
فاذا فرضنا أن التكرار الجينى للأليل A هو p ، وأن التكرار الجينى للأليل a هو q:

$$\therefore \; p + q = 1$$

ويمكن توضيح ذلك من المثال التالـــى :
فى قطيع من الحيوانات ذات التراكيب الجهنية المختلفة ، وجدت النســـب التالية :

	AA	Aa	aa
المجموع	D	H	R
100 % =	30 %	60 %	10 %

فيمكن حساب التكرار الجينى كالآتى :

A	تكرار =	(30 x 2) + (60)	=	120
a	" =	60 + 20	=	80

				200

∴ تكرار الجينات فى هذه العشيرة هو :

تكرار الأليل $A = 0.60 = \frac{120}{200} = A = p$

تكرار الأليل $a = 0.40 = \frac{80}{200} = a = q$

$\therefore p + q = 0.60 + 0.40 = 1.00$

<u>عرض القانون جبريا :</u>

يمكن حساب التكرار الجينى بطريقة جبرية من مفكوك المعادلة ذات الحدين كالاتى :

اذا أخذنا فى الاعتبار موقعا جينيا واحدا فى عشيرة مندلية ،فانه يمكن تحديد تكرار الأليلات فى ذلك الموقع فى العشيرة . ومرة أخرى نفرض وجود أليلين A و a ، فاذا رمزنا لتكرار A بالرمز p ولتكرار a بالرمز q ، فمن المنطقى أنّ مجموع ($p + q = 1$). ونفرض أنّ العشيرة نموذجية والتزاوج عشوائى ، فإنه يمكن اعتبار أن جميع الجاميطات فيها تكون مستودعا واحدا Gene pool ، وأنّ تكرار الأليلات المختلفة تمثل احتمالات . وبناء على ذلك فان p تدل على احتمال " سحب " جاميطة حاملة للأليل A فى عينة عشوائية من المستودع الجاميطى ، و q تدل على احتمال " سحب " جاميطة حاملة للأليل a .

وعندما نأخذ فى الاعتبار احتمال سحب جاميطتين معينتين سويا أى احتمال أن تتحدا لتكونا زيجوتا ،ففى هذه الحالة نضرب احتمالات الأحداث البسيطة المستقلة للحصول على الاحتمال المركب . وبناء على ذلك ،اذا كانت p هى احتمال اشتراك أى جاميطة A فى إخصاب معين ، فإنّ احتمال تكوّن فرد أصيل AA يساوى $p \times p = p^2$. وبنفس الطريقة ،فإنّ احتمال تكون فرد أصيل aa هو مضروب $q \times q = q^2$. وأخيرا يكون احتمال تكون فرد خليط Aa يساوى

$q \times p$ أو $2\,pq = qp + pq = q \times p$ ، وهـــذه العلاقات مبينة بطريقة أكثر وضوحا فى الرسم التالى :

جاميطـات مؤنثـــة ♀

جاميطـات مذكـــرة ♂	$P(A)$	$q(a)$
$p(A)$	$p^2(AA)$	$pq(Aa)$
$q(a)$	$pq(Aa)$	$q^2(aa)$

اى أنّ

$$p^2(AA) + 2pq\,(Aa) + q^2(aa) = 1$$

$$\therefore\; p(A) + q\,(a) = 1$$

عناصر توازن هاردى ـ فاينبرج • تضرب تكرارات الجاميطـــات $p(A)$ و $q(a)$ مع بعضها للتنبوء بتكرارات التراكيب الجينية فـــى الجيل التالى • ولا بد أن يكون المجموع الكلى لها مساويا واحدا صحيحا

ويمكن تلخيص ما سبق جبريا فيما يلى :

تكرار الأفراد الاصيلـــــة $p^2 = AA$

تكرار الافراد الخليطـــــة $2pq = Aa$

تكرار الافراد الاصيلـــــة $q^2 = aa$

وفى جميع الاحوال لا بد أن المجموع الكلى يساوى واحدا صحيحا ،

أى أن : $\sqrt{(p+q)^2}=1 \therefore p^2 + 2pq + q^2 = 1,$

مما سبق يلاحظ أن المعادلة ($p^2 + 2pq + q^2$) هى التعبير الجبرى عن مفكوك المعادلة ذات الحدين ، وتطبيقها فى علم وراثة العشائر يعرف بقانون " هاردى ـ فاينبرج " ، وهى تيسر لنا كيفية حساب تكرار أليلات الجين فى العشائر النموذجية .

والمثال التالى يوضح لنا كيفية حساب التكرار الجينى بالطريقة الجبرية :
إذا فرضنا أنه فى عشيرة آدمية متزنة والتزاوج فيها عشوائى ، وجد أن ٣٦٪ من الأشخاص غير ذاوقيـن و ٦٤٪ ذواقون لمادة الفينيل ثيوكرباميد (PTC) ، وهى مادة تكون شديدة المرارة لدى بعض الأشخاص ، ولا يشعر بمذاقهـا أشخاص آخرون ، والقدرة على التذوق T سائدة على عدم التذوق t ، وحيث أن الناس عادة لا يشعرون بقدرتهم على تذوق أو عدم تذوق هذه المادة ، فليس منهم من يختار قرينه تبعا لمقدرته (أو لمقدرتها) على تذوق هـذه المادة . لذلك تجرى الزيجات عن طريق الصدفة ، وتعتبر العشيرة فيما يتعلق بهذه الصفة عشوائية التزاوج .

وبناء على ذلك يمكن حساب التكرار الجينى كالآتى :
(١) حيث أنّ الافراد غير الذواقين لا بد أن يكونوا أصيلين (tt) ،
∴ يكون تكرار التركيب الوراثى tt = ٣٦٪ = ٣٦ر٠

(٢) ∴ الافراد الذواقين قد يكونوا إما TT أو Tt ، أو كليهمـا ،
∴ مجموع تكرار TT و Tt = ١ ـ ٣٦ر٠ = ٦٤ر٠

(٣) وحيث أنه من المعادلة :

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$
$$\therefore q^2 = aa = 0.36$$
$$\therefore q = \sqrt{q^2} = \sqrt{0.36} = 0.6$$

(٤) وحيث أنه من المعادلة :

$$p + q = 1$$
$$\therefore p = 1-0.6 = 0.4$$
$$\therefore p^2 = TT = 0.4 \times 0.4 = 0.16 = 16\ \%$$

وهو تكرار الافراد الأصيلـــة TT.

(٥) تكرار الافراد الخليطـة $2pq = Tt$

$$\therefore 2pq = 2 \times 0.6 \times 0.4 = 0.48$$

ذ واقيبيـــــن $= 48\ \%$

ويمكن تلخيص ذلك كالآتى :

التركيب الوراثى	TT p^2	Tt $2pq$	tt q^2
التكـــــــــرار	16%	48%	36% = 100% = 1

ولكن ماذا يكون من أمر هذه العشيرة فى الجيل التالى ؟ دعنا نأخـــذ فى الاعتبار ثانية تكرار الجاميطات فى المستودع الجينى Gene pool . فعلى فرض أن كل فرد يعطى نفس العدد من الجاميطات الفَعَّالة ، وأن الاصيل TT يعطى جاميطات T فقط ، والاصيل tt يعطى جاميطات t فقط ، بينما يعطى الخليط Tt طبقا لقانون مندل الاول عددين متساويين من الجاميطات T و t ــ فتبعا لذلك يكون تكرار الاليلين T و t فى المستودع الجينى هـــو :

T = ١٦ر٠ (من الاصيلين TT) + ٢٤ر٠ (من الخليطين Tt) = ٤٠ر٠

t = ٣٦ر٠ (من الاصيلين tt) + ٢٤ ر٠ (من الخليطين Tt) = ٦٠ر٠

وهكذا يكون تكرار كل من T و t بين الجاميطات التى ستكوّن الجيـــل التالى مساويا لتكراريهما فى الجيل السابق • ويكون تركيب العشيرة فى كـل من الجيل الاول والثانى والاجيال التالية كالاتى :

١٦ر٠ TT (ذ واقون) + ٤٨ر٠ Tt (ذ واقون) + ٣٦ر٠ tt (غير ذ واقين) •

مما سبق يتضح أنّ الخاصية الاساسية للعشيرة النموذ جية (المند لية) هى : " بغض النظر عن النسب الخاصة بتراكيب وراثية معينة فى عشيرة ما ، فــــإنّ التراكيب الوراثية فى الجيل التالى ، وما يعقبة من أجيال لا بد أن تتبع توزيــع هارد ى ــ فاينبرج ، بشرط أن يكون كلا الجنسين ممثلا بالتساوى " •
ويمكن توضيح ذلك من المثال التالى :

اذا كان جيل البداية يتكون من ٧٠٠٠ فرد AA و ٣٠٠٠ فرد aa ، فــإنّ تكرار التراكيب الوراثية الاولية يكون : AA = ٧ر٠ و aa = ٣ر٠ وكذلــك تكون التكرارات الاولية للاليلا ت A = ٧ر٠ ، و a = ٣ر٠ ، وفى غياب القوى التى تغير تركيب العشيرة وعند ما يحدث التزاوج العشوائى ، ويتكون مستودع جاميطى مشترك ، فإنّ p ستظل تساوى ٧ر٠ ، و q = ٣ر٠ أيضا • والآن إذا طبقنا قاعدة هارد ى ــ فاينبرج ، فاننا نتوقع أن يكون :

تكرار التركيب الوراثـــى AA $p^2 = 0.7 \times 0.7 = 0.49$
تكرار التركيب الوراثـــى aa $q^2 = 0.3 \times 0.3 = 0.09$
تكرار التركيب الوراثـــى Aa $2pq = 2 \times 0.7 \times 0.3 = 0.42$

المجمـــوع 1.00

وهى تكرارات التراكيب الوراثية فى الجيل التالى لجيل البداية . فإذا حسبنا التكرار الجينى (الاليلى) فى هذا الجيل ، وهو كما يلى :

تكرار A $p = \frac{1}{2} (0.42) + 0.49 = 0.70$

تكرار a $q = \frac{1}{2} (0.42) + 0.09 = 0.30$

نجد أن هذه التكرارات هى نفس التكرارات فى جيل البداية الأصلى .
وبمعنى آخر طالما أنّ العشيرة متزنة وراثيا وتتزاوج عشوائيا ، وطالمـــا أنّ العينات من المستودع الجاميطى تؤخذ عشوائيا ، فإنّ التكرارات الاليلية ، وكذلك تكرارات التراكيب الوراثية لا يمكن أن تزيد أو تنخفض من جيل للذى يليه بل تظل ثابتة . وأى عشيرة نموذجية (مندلية) لا يحدث بها تغيرات فى تكراراتها الاليليــه أو تكرارات تراكيبها الوراثية من جيل للذى يليه . وعلى العكس من ذلك ، فإنّ التغيرات تلاحظ عند دراسة العشائر الطبيعيــة خلال سلسلة من الأجيال . ولتحديد ما إذا كانت أخطاء أخذ العينات من العشيرة هى المسئولة عن هذه التغيرات ، يجرى اختبار مربع كاى (χ^2) لمقارنة التكرارات المتوقعة مع المشاهدة ، وتحديد درجة معنوية الانحرافات . فاذا كانت هذه الانحرافات غير جوهرية كانت العشيرة متزنة ، أما إذا كانت الانحرافات جوهرية فإنّ النظرية لا تنطبق على العشيرة موضع الدراسة . وتنشأ الانحرافات الجوهرية عن الحالة النموذجية لأسباب هى :

(١) التزاوج فى العشيرة لا عشوائــى .

(٢) قد تكون العشيرة غير متزنة وراثيا .

(٣) العشيرة لاعشوائية التزاوج وغير متزنة وراثيا فى نفس الوقت .

(٤) صغر حجم العينة المأخوذة من العشيرة .

ويجب ملاحظة أنّ قانون هاردى ـ فاينبرج ، قد بُنىَ على أساس أننا نتعامـل

مع عشيرة تتوفر بها الشروط التالية :

(١) كبر حجم العشيرة للدرجة التى تسمح باهمال أخطاء العينات.
(٢) اختيار كل من الزوجين لقرينه بطريقة عشوائيـــــة .
(٣) طفور الجينات فى الاتجاة المباشر أو العكس نادر الحدوث.
(٤) تساوى جميع التراكيب الوراثية فى درجة حيويتها ومعدلات تناسلها .
(٥) يجب أن تنعزل الجينات انعزالا عاديا أثناء تكوين الجاميطـــات .
(٦) يجب أن تكون التكرارات الجينية متماثلة فى كل من الذكور والانـــاث.

تعريف التكرار الجينى لأليل معيـــن :

التكرار الجينى لأليل ما وليكن A فى عشيرة من العشائر ، هو النسبـــة المئوية لكل الجينات التى من النوع A بين كل الجينات الشاغلة لموقـع جينى معين . ومن ذلك نجد أنّ مجموع التكرارات الجينية فى موقع جينى معيـــن لا بد وأن تساوى واحدا صحيحا .

مما سبق يمكن حساب التكرار الجينى فى عشيرتى القاهرة والاسكندريـــة بالنسبة لمجموعات الدم M-N والتى سبق ذكرها ، كما يلى :

مجموعة الـــدم	M	MN	N	
التركيب الجينى	MM	MN	NN	المجمـوع
عشيرة القاهـــرة	٨٣٥ر٠	١٥٦ر٠	٠٠٩ر٠ =	١ر ــ
عشـيرة الاسكندرية	٣١٢ر٠	٥١٥ر٠	١٧٣ر٠ =	١ر ــ

التكرار الجينى لعينة الدم فى عشيرة القاهـــرة :

$$p = D + \frac{1}{2} H$$
$$q = Q + \frac{1}{2} H$$

P = ٠٫٨٣٥ + (٠٫١٥٦) $\frac{١}{٢}$ = ٠٫٩١٣

q = ٠٫٠٠٩ + (٠٫١٥٦) $\frac{١}{٢}$ = ٠٫٠٨٧

١٫٠٠٠ = المجمـــوع

التكرار الجينى لعينة الدم فى عشيرة الاسكندريـــة :

p = D + $\frac{1}{2}$ H = ٠٫٣١٢ + $\frac{٠٫٥١٥}{٢}$ = ٠٫٥٧٠

q = Q + $\frac{1}{2}$ H = ٠٫١٧٣ + $\frac{٠٫٥١٥}{٢}$ = ٠٫٤٣٠

١٫٠٠٠ = المجمـــوع

مما سبق يلاحظ أنه عند مقارنة العشائر على مستوى الوحدات الوراثية الدائمة وهى الجينات فإنّ هذه المقارنة قد أظهرت وجود اختلافات فى تكرارات الجينـات. وهكذا يمكننا الاعتماد على هذه الجينات لانّها دائمة فى العشيرة ، كما يمكننـا حساب تكرارات هذه الجينات فى الاجيال المتتالية ،ولكن لا يمكن حساب تكرارات نفس التراكيب الجينية فى هذه الاجيال المتعاقبة .

التكرار الجينى والتكرار المظهرى :

يمكن حساب تكرار أليل فى المستودع الجينى لأى عشيرة مندلية من التكرار الواقعى لطرز مظهرية معينة . فاذا عرف فى عشيرة ما تكرار الفئة المتنحية الاصيلـــة (aa) double recessive ، فانه يمكن حساب تكرار الاليل المتنحى . فمثلا وجد أن ٧٠٪

من عشيرة الأمريكيين البيض ذواقون لمادة PTC و ٣٠٪ غير ذواقين ، ومن ذلك يكون تكرار الفئة المظهرية الأصيلة للمتنحى (tt) هو :

$$t = (1-p)^2 = 0.30$$

وبناء على ذلك يكون تكرار t هـو :

$$t = \sqrt{(1-p)^2} = 1-p = \sqrt{0.30} = 0.55 = q$$

وحيث أنه يوجد أليلان فقط لهذا الجين ، فيكون تكرار الأليل السائد T وهو p يساوى :

$$p = 1 - 0.55 = 0.45$$

وبناء على ذلك :

* يجب أن يكون تكرار الأفراد الذواقين الأصيلين TT فى العشيرة هـو حوالى ٢٠٪

$$p^2 = (0.45)^2 = 0.2025$$

كما يجب أن يكون تكرار الأفراد الذواقين الخليطين ، والذين لايمكن تمييزهم مظهريا من الأصيلين هـو :

$$2pq = 2 \times 0.55 \times 0.45 = 0.4950$$

أى حوالى ٥ر٤٩٪ .

ويلاحظ عند مقارنة العشائر على مستوى الوحدات الوراثية الدائمة وهـى الجينات ، أظهرت هذه المقارنة وجود اختلافات فى تكرارات الجينات وهكذا يمكننا الاعتماد على هذه الجينات لأنها دائمة فى العشيرة — كما يمكننا حساب تكرارات هذه الجينات فى الأجيال المتتالية لكن لا يمكن حساب تكرارات نفس التراكيب الجينية فى هذه الاجيال المتتالية .

ويمكن أيضا إثبات أن $p = q = 1$ بالمثال التالـى :

فى قطيع من الحيوانات ذات التركيب الجينى المختلف وجدت النسب التالية :

aa	Aa	AA		مجموع الافـــــراد
R	H	D		
٢٦	١٢	٣	=	٤٠

بتطبيق المعادلات السابقة نجد أن $p + q = 1$

حيث أن التكرار الجينى للجين (الأليل) A = $\frac{٦ + ٢}{٤٠}$ = ٢ر٠ = p

وان التكرار الجينى للجين (للأليل) a = $\frac{٦ + ٢٦}{٤٠}$ = ٨ر٠ = q

أى أن : ٢ر٠ + ٨ر٠ = ١

توضح الطريقة السابقة كيفية حساب التكرار الجينى فى حالة السيادة غير التامة أو الموزايكية • أما فى حالة السيادة التامة والتى فيها يكون التركيب الوراثى الخليط مشابها فى المظهر للتركيب الوراثى السائد الأصيل ،فيمكن حساب التكرار الجينى فى العشيرة من المثال التالى :

من المعروف أنه فى ماشية الفريزيان والأبردين أنجس ذات اللون الأسود يوجد منه غالبا فرد أحمر اللون وذلك بعدد واحد لكل ١٠٠ أو ٢٠٠ من الافراد النقية فى اللون الاسود • وبالتحليل الوراثى يلاحظ أن اللون الاسود صفة سائدة على اللون الأحمر• معنى ذلك أن التركيب الجينى للافراد سود اللون هو BB والحمر bb وأن الافراد الخليطة Bb لكنها أيضا ذات لون أسود ولا يمكن مظهريا التمييز بين الافراد BB , bb.

فاذا فرض أن نسبة العامل الوراثى للون الأسود B هو p فلا يمكن بأى حال من الأحوال ايجاد نسبة توزيع هذا الجين باضافة الافراد المتماثلة الى نصف عدد الافراد غير المتماثلة (كما هو الحال فى ماشية الشورتهورن

حيث أنه في هذه الحالة لا يمكن تمييز BB عن Bb لأنّ كليهما أسود) .

وإذا فرض أن التزاوج بين الآباء يتم بطريقة عشوائية وأن التركيب الجينى لهذه الآباء هو Bb x BB فانه يمكن الحصول على نسبة $(1 - q^2)$ للجين B اذا عرفنا أن نسبة العجول المولودة ذات اللون الأحمر هى $(1 - q^2)$ فاذا فرض أن كانت هذه النسبة هي ١ فى كل ٢٠٠ عجل فان توزيع العامل b (للون الأحمر) =

$$\sqrt{\frac{١}{٢٠٠}} = \frac{١}{١٤}$$

، وبناء على ذلك يكون التوزيع التكرارى للعامل

$$B = \frac{١٤}{١٤} - \frac{١}{١٤} = \frac{١٣}{١٤} = q$$

نسبة الأفراد الخليطة

$$Bb = 2pq$$

$$= ٢ \times \frac{١٣}{١٤} \times \frac{١}{١٤} = \frac{١}{٨}$$

أى أن كل ٨ عجول سود يكون بينها عجل واحد خليط فقط .

العلاقة بين التوزيع التكرارى للجينات والتزاوج العشوائى :

يقصد بالتزاوج العشوائى أن يتم تزاوج الذكر مع الانثى التى يختارها بنفسه دون أى تدخل من المربى — ويحدث مثل هذا التزاوج بين أفراد أىّ عشيرة طبيعية . فاذا حدث مثل هذا التزاوج بين أفراد تركيبها الوراثى ونسبها كالآتى :

AA (D) : Aa(H) : aa(R)

فيكون التركيب الوراثى لأفراد النسل الناتجة عن هذا التزاوج هو :

♀♀ \ ♂♂	(D) AA	(H) Aa	(R) aa
(D) AA	D^2	DH	DR
(H) Aa	HD	H^2	HR
(R) aa	RD	RH	R^2

أى أن المجموع الكلى للنسل باعتباره واحد صحيح :

$$D^2 + 2HD + 2RD + H^2 + 2RH + R^2 = 1$$

ومثل هذه النسبة تكون صحيحة إذا كانت الافراد فى العشيرة ـ تحت الدراسة ـ كثيرة العدد ، أى أن التكرار الجينى لجين معين لا يمكن دراسته إلا إذا توفرت أعداد كافية من الحيوانات أو النباتات المرغوب دراستها •

الاتزان فى العشائر الكبيرة المتزاوجة عشوائيا :

Equilibrium in large random mating populations

(قانون هاردى ـ فاينبرج Hardy - Weinberg law)

إذا فرض وجود عشيرة يتم التزاوج بين أفرادها عشوائيا ففى مثل هذه الحالة نعرض أن التكرار الجينى للأليل A هو q وللأليل a هو p ـ وبذلك يكون توزيع مثل هذه الجينات هو :

AA	Aa	aa
q^2	$2pq$	p^2

فإذا تزاوجت هذه الافراد عشوائيا ، فإن نسبة التراكيب الجينية المختلفة فى الجيل التالى لا بد وأن تساوى تماما النسبة الموجودة فى جيل الآباء ـ ويعرف ذلك باسم قانون (هاردى ـ فاينبرج) • ويتوفر الفروض السابق ذكرها •

يمكن اثبات هذا القانون كالاتـــى :

♀♀ \ ♂♂	AA $(q)^2$	Aa (2pq)	aa $(q)^2$
AA $(q)^2$	q^4	$2pq^3$	p^2q^2
Aa (2pq)	$2pq^3$	$4p^2q^2$	$2p^3q$
aa (p^2)	p^2q^2	$2p^3q$	p^4

مما سبق يلاحـــظ وجود ٦ تراكيب وراثية مختلفـــة وأن نسبـــة الافراد الناتجة عـــن مثل هذا التزاوج يمكـــن توضيحهـــا كالاتـــى :

طرز الـــتزاوج	نسبـة الـــتزاوج	تكرار توزيع النســـل		
		AA	Aa	aa
AA x AA	q^4	q^4	-	-
AA x Aa	$4q^3p$	$2q^3p$	$2q^3p$	-
Aa x Aa	$4q^2p^2$	q^2p^2	$2q^2p^2$	q^2p^2
AA x aa	$2q^2p^2$	-	$2q^2p^2$	-
Aa x aa	$4qp^3$	-	$2q^2p^2$	$2pq^3$
aa x aa	p^4	-	-	p^4
Total	1.00	q^2	2pq	p^2

وقد سبق القول أن مجموع كل من q ، p تساوى واحدا صحيحا ـ كذلك يمكن القول أن : $q^2 + 2pq + p^2 = 1$

ومن البيانات السابقة يمكن ملاحظة أنّ مجموع كل من $q^2 = AA$ ، $Aa = 2pq$ و $p^2 = aa$ كلـه يسـاوى الواحد الصحيح .

<u>مما سبق يمكن ملاحظـــة :</u>

أولا : أنّ حالة الاتزان مستمرة تحت التزاوج العشوائى ويستمر هذا الاتزان فى الطبيعـة فى حالة العشائر كبيرة العدد ، والمتزاوجة عشوائيا ، وأن نسبة التراكيب الوراثية المختلفة فى هذه العشيرة تظل ثابتـة دون تغيير من جيل لآخر .

ولاثبات ذلك ندرس المثال التالى :

عشيرة تتكون من الأفراد الآتية والتى نسبة كل تركيب جينى فيها هى :

AA	2Aa	aa
٠ر٠٤	٠ر٣٢	٠ر٦٤

ويمكن إثبات أن مثل هذه العشيرة فى حالة الاتزان كالآتـى :

	AA q^2 ٠ر٠٤	2 Aa 2 pq ٠ر٣٢	aa p^2 ٠ر٦٤
AA (q^2) ٠ر٠٤	q^4 = ٠ر٠٠١٦	$2pq^3$ = ٠ر٠١٢٨	p^2q^2 = ٠ر٠٢٥٦
2Aa (2pq) ٠ر٣٢	$2pq^3$ = ٠ر٠١٢٨	$4p^2q^2$ = ٠ر١٠٢٤	$2p^3q$ = ٠ر٢٠٤٨
aa (p^2) ٠ر٦٤	p^2q^2 = ٠ر٠٢٥٦	$2p^3q$ = ٠ر٢٠٤٨	p^4 = ٠ر٤٠٩٦

يتضح من البيانات السابقة وجود ٦ تراكيب وراثية مختلفة بين ال ٩ تراكيب الموجودة فى الجدول وتكون التراكيب الوراثية لابناء هذه الافراد هى :

طراز التزاوج Type of mating	نسبة التزاوج Frequency of mating	التركيب الجينى للابناء AA	Aa	aa
AA x AA	٠٫٠٠١٦ = q^4	$= q^4$	——	——
AA x Aa	٠٫٠٢٥٦ = $4q^3p$	$= 2q^3p$	$=2q^3p$	——
Aa x Aa	٠٫١٠٢٤ = $4q^2p^2$	$= q^2p^2$	$=2q^2p^2$	$=q^2p^2$
AA x Aa	٠٫٠٥١٢ = $2p^2q^2$	——	$=2p^2q^2$	——
Aa x aa	٠٫٤٠٩٦ = $4qp^3$	——	$=2qp^3$	$=2qp^3$
aa x aa	٠٫٤٠٩٦ = p^4	——	——	$=p^4$
المجموع	١٫٠٠٠٠	٠٫٠٤ $=q^2$	٠٫٣٢ $=2pq$	٠٫٦٤ $=p^2$

من ذلك يتضح أن : $p^2 + 2pq + q^2 = 1$

طريقة مبسطة لاثبات القانون :

ويمكن وضع القانون السابق شرحه فى وضع آخر ، وهى أن تكون المجموعة فى حالة اتزان جينى إذا كانت نسبة الافراد الخليطة (H) الى الجذر التربيعى لحاصل ضرب كل من نسبة الافراد الاصيلة (R) و (D) مساويا لـ ٢ ويتضح ذلك من المثال السابق .

أى أن :

$$\frac{H}{\sqrt{D \quad X \quad R}} = 2$$

√ ٠ر٠٤ × ٠ر٦٤ √ ٠ر٠٢٥٦ = ٠ر١٦

٠ر٣٢ / √(٠ر٠٤ × ٠ر٦٤) = ٠ر٣٢ / √٠ر٠٢٥٦ = ٠ر٣٢ / ٠ر١٦ = ٢

وبذلك يمكن القول أنه فى حالة الاتزان الجينى للعشيرة ومهما كانت قيمة كل من p و q فلا بد أن تكون النسبة المتحصل عليها من المعادلـــة السابقة تساوى ٢

كما يمكن وضع المعادلة السابقة فى صورة أخرى وهـــى :

أى أن :

$$H^2 = 4 \quad RD$$

(٠ر٣٢)^٢ = ٤ (٠ر٠٤ × ٠ر٦٤) أى مربع تكرار الافراد الخليطة = ٤ أضعاف تكرار الاصيلة × الاصيلـــة ٠

أى أن : ٠ر١٠٢٤ = ٠ر١٠٢٤

ملحوظة : يجب ملاحظة أن نسبة الافراد غير المتماثلة (الخليطة) فـــى التركيب الوراثى لجميع الافراد المتزاوجة عشوائيا لا يمكن أن تزيد عن ٥٠٪ ٠

ويمكن تلخيص ما سبق ذكره فى أن مثل هذه النظرية تقول أنّ أفراد أى عشيرة ذات تركيب جينى aa و Aa و AA ونسبة ذلك هو : p^2 و $2pq$ و q^2 على التوالى ـ يكون مجموع هذه النسب واحداً صحيحاً ـ ويبقى ذلك ثابتا فـــى الاجيـــال المتعاقبة إذا تزاوجت هذه الافراد عشوائيا ٠

ثانيا : القاعدة الثانية فى هذه النظرية تقول أنّ حالة الاتزان يمكـــن الوصول إليها بعد جيل واحد إذا كان التزاوج عشوائيا بغـض النظر عن نسبة التراكيب الوراثية فى مجموعة الأفراد الأصيلـــة .

ولهذا الفرض وتطبيقا لذلك إذا وُجِدَت عشيرة تركيبها الوراثـى كالآتـــى :ـ

	aa	Aa	AA
نسبة التراكيب الوراثية :	٠ر٧	٠ر٢	٠ر١

وبناء على ذلك فـــان :

q = ٠ر٢

و

p = ٠ر٨

ونسبة التزاوج تكون كالآتـى :

		AA ٠ر١	Aa ٠ر٢	aa ٠ر٧
AA	(٠ر١)	٠ر٠١	٠ر٠٢	٠ر٠٧
Aa	(٠ر٢)	٠ر٠٢	٠ر٠٤	٠ر١٤
aa	(٠ر٧)	٠ر٠٧	٠ر١٤	٠ر٤٩

وتكون نسب النسل الناتج فى الجيل التالى كما هـو موضح فى الجـــدول المبين فى الصفحة التالية :

التزاوج	النسبة	الابناء (النســـــل)		
		aa	Aa	AA
AA x AA	٠١ر٠	—	—	٠١ر٠
AA x Aa	٠٤ر٠		٠٢ر٠	٠٢ر٠
Aa x Aa	٠٤ر٠	٠١ر٠	٠٢ر٠	٠١ر٠
AA x aa	١٤ر٠	—	١٤ر٠	—
Aa x aa	٢٨ر٠	١٤ر٠	١٤ر٠	—
aa x aa	٤٩ر٠	٤٩ر٠	—	—
المجموع	٠٠ر١	٦٤ر٠	٣٢ر٠	٠٤ر٠

وبذلك يمكن مشاهدة أنّ أفراد نسل هذه المجموعة فى حالة اتزان وهذه تبقى ثابتة فى الأجيال التالية ٠

وهناك طريقة مبسطة أو مختصرة يمكن عن طريقها الوصول الـــــى نفس النتائج :

إذا فرض وجود مجموعة من الأفراد تراكيبها الوراثية هى AA, Aa, aa وأن نسبة هذه التراكيب هى ٧٠ر٠ ، ٢٠ر٠ ، ١٠ر٠ على التوالى ، من ذلك يكون التوزيع التكرارى للجين A فى هذه المجموعة هو ٢ر٠ والتوزيع التكرارى للجين a هو ٨ر٠ وعند تكوين الجاميطات فى حالـــة

التزاوج العشوائى نحصل على النتائج التاليـــة :

		A	a
		٢٠ر٠	٨٠ر٠
A	٢٠ر٠	٠٤ر٠	١٦ر٠
a	٨٠ر٠	١٦ر٠	٦٤ر٠

وعلى ذلك تكون نسب التراكيب الوراثية فى أفراد الجيل التالى هـــــى :

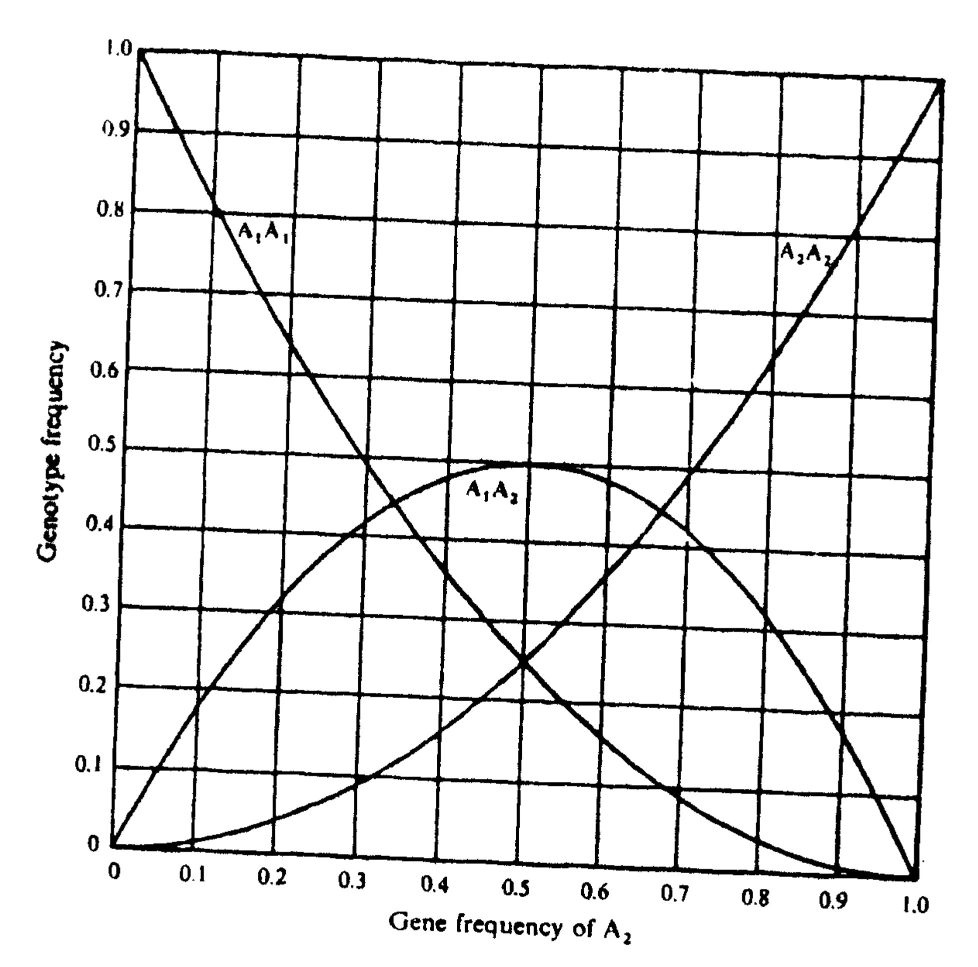
aa	Aa	AA
٦٤ر٠	٣٢ر٠	٠٤ر٠

وهذه النتائج مطابقة تماما لما أمكن الحصول عليه من تطبيق الطريقـــــة المطولة • ويلا حظ فى قانون هاردى ـ فاينبرج أنه من السهولة بمكـــان تطبيقه فى الحالات الوراثية الثلاث وهى : سائد أصيل ،خليـط ومتنحى •

وهناك خاصيتان هامتان للعشيرة المندلية المتزنة ،وهما كما يتضح من الرسم البيانى التالى (شكل ٢ـ١) :

(١) تكرار الافراد الخليطين لا يمكن أن يزيد عن ٥٠٪ وهذه القيمـة القصوى تحدث عند ما تكون التكرارات الجينية : $p = q = 0.5$

(٢) عند ما يكون التكرار الجينى لأليل ما منخفضا ،فانّ الأليل النـــادر يتواجد بدرجة كبيرة فى الافراد الخليطين ويكون تكرار الافـــراد الاصيلين منخفضا جدا • وهذه الخاصية لها تأثيرات هامــــة على مدى فعالية الانتخاب كما سنرى فيما بعد •



شكل (٢ــ١) : العلاقة بين تكرارات الطرز الجينية و التكرار الجينى لاليلين فى عشيرة فى حالة اتزان هاردى ــ فاينبرج •

تطبيقات على التكرار الجينى فى العشائر المختلفة :

فى الأجزاء السابقة تعاملنا مع التكرار الجينى بطريقة رياضية — وعرفنا كيف يمكن لعلماء الوراثة والباحثين فى هذا الحقل تطبيق ذلك عمليا . والان ، دعنا نعرض بعض هذة التطبيقات •

اولا : التطبيق المباشر :

نعتبر حالات السيادة غير التامة من الحالات السهلة التى يمكن

فيها استعمال نظرية التكرار الجيني وتطبيقها مباشرة على البيانات المتحصل عليها كما اتضح في المثال السابق شرحه عن وراثة اللون في ماشية الابرشاير حيث يمكن التمييز مظهريا بين الالوان الثلاثة ذات التراكيب الوراثيــة المختلفة .

نفس الشيء ينطبق في حالة السيادة الموزايكية . فمثلا مجاميع الدم فــي الانسان من النوع MN خير مثال أيضا للتطبيق المباشر ،حيث يمكن تقسيم مجموعة دم الانسان هذه الى ثلاثة فصائل وذلك تبعا لوجود الانتجين M فقط ، أو وجود M ، N أو وجود N فقط وذلك في خلايا الدم الحمــر . فقد أظهرت الدراسات الوراثية أن مجاميع الدم M-N يتحكم فيها زوج واحد من الجينات المحمول على الاتوسومات (الكروموسومات الجسمية) وأحد هذه الاليــلات A وهو يسبب ظهور الانتجين M ، بينما الاليل a يسبب ظهور الانتجين N ، وأنه لا توجد سيادة بين هذه الاليلات (سيادة غائبــة أو موزايكية) . وبذلك نجد أن الافراد الخليطة Aa تحتوى على الانتجينين N و M وأن الافراد الاصيلة للعامل A تكون من المجموعة M والافــراد الاصيلة للعامل a تكون المجموعة N .

أجرى Ride (١٩٣٩) اختبار الدم لاكثر من ١٠٠٠ شخص فوجد النتائج التاليــة :

		N	MN	M	المجمــوع
مجموعة الدم	:	N	MN	M	المجمــوع
التركيب الوراثي	:	aa	Aa	AA	
الاعداد المشاهدة	:	١٨٧	٥٠٠	٣٤٢	١٠٢٩
النسبة المشاهــدة	:	٠,١٨١٧	٠,٤٨٥٩	٠,٣٣٢٤	١,٠٠٠

فاذا رمزنا للجين A بالحرف q وهو الذى يتسبب فى وجـــود الانتجين M ، وللجين a بالرمز p وهو المسئول عن وجود الانتجيـــن N فتكون قيمة كل من q و p فى هذه المجموعة كالاتى :

$$q = ٠ر٣٣٢٤ + \frac{١}{٢}(٠ر٤٨٥٩) = ٠ر٥٧٥٣$$

$$p = ٠ر١٨١٧ + \frac{١}{٢}(٠ر٤٨٥٩) = ٠ر٤٢٤٧$$

من ذلك يمكن حساب النسبة النظرية لكل مجموعة دموية كالآتى :

	p^2	$2pq$	q^2	المجموع
النسبة النظرية	٠ر١٨٠٤	٠ر٤٨٨٦	٠ر٣٣١٠	١ر٠٠٠٠
عدد الأفراد المتوقع	١٨٥ر٦٠	٥٠٢ر٨٠	٣٤٠ر٦٠	١٠٢٩ر٠٠
العدد الواقعـــى	١٨٧ر ــ	٥٠٠ر ــ	٣٤٢ر ــ	١٠٢٩ر ــ

وبمقارنة نسبة الافراد فى كل مجموعة بالنسبة النظرية التى حصلنـــا عليها ـ وبتطبيق مربع كاى χ^2 ـ نجد أن قيمة مربع كاى تساوى ٠ر٠٣٢ لدرجة الحرية ، من ذلك نجد توافقا تاما بين أفراد كل مجموعة وتلـــــك المتوقع الحصول عليها (لحساب مربع كاى يرجع الى كتب الاحصاء الوراثى) .

طريقة أخـــــرى :

يمكن للباحث الوصول إلى نفس النتائج باتباع الطريقة التاليـــة : فاذا فرض أن D تمثل التركيب الوراثى AA و R تمثل aa فالجذر التربيعـــى لقيمة D يمثل تكرار الجين A والجذر التربيعى لقيمة R يمثل تكـــرار الجين a وعلى هذا الأساس يمكن القول أن :

$$\sqrt{D} + \sqrt{R} = 1$$

فمثلا فى مثال مجموعة الدم السابق شرحها نجد أن :

$$q = \sqrt{D} = \sqrt{0.3324} = \text{٠٫٥٧٦٥}$$

$$p = \sqrt{R} = \sqrt{0.1817} = \text{٠٫٤٢٦٣}$$

المجموع= ١٫٠٠٢٨

هنا نجد أن مجموع الجذر التربيعى لكل من q^2 و p^2 يزيد بمقدار ٠٫٠٠٢٨ عن الواحد الصحيح ـ لذلك يجب إجراء اختبار إحصائى لمعرفة ما اذا كان مثل هذا الفرق معنويا أم لا ؟

وفى هذا المجال أعطى العالم Weiner ڤينر (١٩٣٥) معامل انحراف لمثل هذا الفرق من المعادلة التالية :

$$Q = \frac{1}{2\sqrt{N}}$$

حيث Q = معامل الانحراف

N = عدد الأفراد المختبرة

فمن النتائج السابقة نجد أن معامل الانحراف = $\frac{١}{٢\sqrt{١٠٢٩}}$ = ٠٫٠١٥٦

من ذلك يمكن اثبات أن الفرق السابق ملاحظته وهو ٠٫٠٠٢٨ بين النتيجة المتحصل عليها والواحد الصحيح ـ يكون فرقا غير معنوى لأنْ ضعف الفرق أقل من معامل الانحراف (معامل الانحراف = ضعف الفرق)

أى أن نتائج المثال السابق تنطبق تماما مع النظرية ٠

مثال آخــــر (١) :

وجد كل من ريس وسانجر Race & Sanger (١٩٥٤) أنّ مجموعة الدم M-N في عينة مكونة من ١٢٧٩ شخصا من انجلترا كانت كالآتـــــي :

	مجموعة الدم			الجين		المجموع
	N	MN	M	N	M	
النسبة المتوقعة% :	٢٢,٥	٤٩,٥٧	٢٨,٣٨	٤٦,٨٤	٥٣,١٦	= ١
العدد (١٢٧٩) :	٢٨٢	٦٣٤	٣٦٣			
النسبة المشاهدة% :	٢١,٩٣	٤٩,٨٠	٢٨,٢٧			
العدد (١٢٧٩) :	٢٨١	٦٣٧	٣٦١			

بتطبيق المعادلة الموضحة فى المثال السابق ـ نجد أن قيمة مربع كـــاى ضئيلة للغاية (عند درجة حريـــة ١) ـ أى أنه يوجد توافق كامل بيـــن المشاهد والمتوقع فى أعداد كل مجموعة .

كذلك من اختبار طريقة الجذر التربيعى : D = MM , R = NN

نجد أن : $\sqrt{D} + \sqrt{R} = 1$

$q = \sqrt{D} = \sqrt{0.28265} = 0.5416$

$p = \sqrt{R} = \sqrt{0.21935} = 0.4683$

المجموع ٠,٩٩٩٩

أى أن مجموع الجذر التربيعى لكل من q^2 و p^2 يقل بمقدار ٠,٠٠٠١ عـــن الواحد الصحيح ـ ولاجراء الاختبار الاحصائى لمعرفة اذا ما كان هــــذا

الفرق معنويا أم لا ـ نطبق المعادلة :

$$Q = \frac{1}{2\sqrt{n}} = \frac{1}{2\sqrt{1279}} = \frac{1}{2x35.76} = \frac{1}{71.53} = 0.014$$

أى أن الفرق السابق وهو ٠٫٠٠١ غير معنوى ـ حيث أن ضعف الفرق مازال أقل بكثير من معامل الانحراف Q . ومن ثم فالعشيرة فى حالة اتزان وراثى .

مثال آخر (٢) :

وجد أنّ صفة انعدام تكوين مادة الميلانين (صفة الأبينو albinism) فى الانسان تقع تحت السيطرة الجينية لعامل وراثى واحد متنحى ، ويقع هذا الجين على الكروموسومات الجسمية . وقد وجد شترن Stern (١٩٤٩) أن نسبة ظهور الصفة هى ١ فى كل حوالى ٢٠٠٠٠ شخص . ما هى نسبة الافراد الخليطين heterozygotes المتوقعة ؟

ـ إذا فرض أنّ p هى نسبة جين الالبينو :

$$\because p^2 = \frac{1}{2000} \qquad \therefore p = \sqrt{\frac{1}{20000}} = \frac{1}{141}$$

∴ نسبة الافراد الخليطين = $2p - 2p^2 = 2p(1-p) =$

$$2\left(\frac{1}{141}\right) - 2\left(\frac{1}{141}\right)^2 = \frac{1}{70}$$

من ذلك يتضح أنّ شخصا واحدا فى كل ٧٠ شخص غير ألبينو يكون خليط التركيب الوراثى .

مثال (٣) :

فى ماشية الايرشاير فى بريطانيا يوجد جين محمول على أحد

الكروموسومات الجسمية يسبب موت العجول حديثة الولادة . وقد وجد أن نسبة ظهور هذا المرض الوراثى هو ١ فى كل ٣٠٠ عجل . ومن الممكن التخلص من هذا الجين الضار بواسطة عدم استعمال الطلائق التى تحمل هذا الجين فى تركيبها الوراثى - لذلك كان من الضرورى معرفة عدد الطلائق الخليطة لهذا الجين .

من البيانات السابقة نجد أن :

$$p^2 = \frac{١}{٣٠٠} = ٠٫٠٠٣٣$$

$$\therefore p = \sqrt{\frac{١}{٣٠٠}} = ٠٫٠٥٧$$

∴ نسبة الافراد الخليطة = $2p(1-p)$ = ٠٫١١

∴ نستنتج أنه يوجد طلوقة واحدة غير متماثلة التركيب الوراثى فى كل ١٠ طلائق .

ويلاحظ فى بعض التجارب الوراثية أنّ النتائج المتحصل عليها قد لا ينطبق عليها قانون هاردى - فاينبرج ، كما يتضح من المثال التالى والذى أجرى لاختبار مجموعة الدم MN فى الانسان فى عينة من الافراد عددها ٣٠٠ شخص .

مثال (٤) :

مجموعة الدم	N	MN	M	
التركيب الوراثى :	aa	Aa	AA	
الأعداد المشاهدة :	٦٠	٩٠	١٥٠	= ٣٠٠
النسبة المشاهدة :	٠٫٢٠	٠٫٣٠	٠٫٥٠	= ١

ويمكن حساب النسب المتوقع الحصول عليها وكذلك الاعداد كالآتــى :

تكرار الجين A = p = ٠ر٥٠ + ٠ر١٥ = ٠ر٦٥

تكرار الجين a = q = ٠ر٢١ + ٠ر١٥ = ٠ر٣٥

∴ بتطبيق الطريقــة المبسطة كالآتـــى :

نجد أن :

		A	a
		٠ر٦٥	٠ر٣٥
A	٠ر٦٥	٠ر٤٢٢٥	٠ر٢٢٧٥
a	٠ر٣٥	٠ر٢٢٧٥	٠ر١٢٢٥

ملحوظة : درجات الحرية = عدد الفئات ـ عدد الاليــلات

∴ النسبة المتوقعـــــة : N ٠ر١٢٢٥ MN ٠ر٤٥٥٠ M ٠ر٤٢٢٥ = ١ر٠٠٠

الأعداد المتوقعــة : ٣٦ر٧٥ ١٣٦ر٥٠ ١٢٦ر٧٥ = ٣٠٠ر٠٠٠

بالمقارنة بالقيم المشاهدة ـر ٦٠ ـر ٩٠ ـر ١٥٠ = ٣٠٠ر٠٠٠

وبتطبيق مربع كاى نجد أن قيمته = ٨ر٤٣ عند درجة حرية ١ (=٣ـ٢=١) .

من ذلك يمكن القول أن هذه العشيرة لا ينطبق عليها قانون هاردى ـ فاينبرج .

وباستعمال طريقة فينر Weiner (١٩٣٥) . نجد أن :

$$\sqrt{D} + \sqrt{R} = 1$$

$$\sqrt{D} = \sqrt{0.50}$$

$$q = \sqrt{D} = \sqrt{0.50} = 0.71$$

$$p \quad \sqrt{R} = \sqrt{0.20} = 0.45$$

المجموع = 1.16

∴ مجموع الجذر التربيعى لكل من q و p يزيد بمقدار ١٦ر٠ عن الواحد الصحيح •

∴ معامل الانحراف = $Q = \frac{1}{2\sqrt{N}} = \frac{1}{2\sqrt{300}}$

$= \frac{1}{2x17.32} = \frac{1}{34.64} = 0.029$

∴ ضعف الفرق ١٦ر × ٢ = ٣٢٠ر أكبر من معامل الانحراف = ٢٩ ٠ر٠

ومن ثم فالعشيرة ليست فى حالة اتزان وراثـى •

∴ هذه العينة لا ينطبق عليها قانون هاردى ـ فاينبرج للأسباب الآتية :

(١) عدد العينة المستعملة صغير جداً •

(٢) قد لا يكـون التزاوج عشوائيا بين الآباء •

(٣) لا بد أن يكون هناك تربيـة داخليـة (Inbreeding) بيـن الأفراد المختبرة ـ ويستنتج ذلك من كون الأفراد الخليطة (غـير المتماثلة وراثيا) قليلة العدد بالنسبة للأفراد المتماثلـة •

التكرار الجيـنى فى حالة الأليلات المتعددة
Gene Frequency with multiple alleles

تناولنا فى الأجزاء السابقة التكرار الجينى فى حالة وجود أليلين اثنيـن فقط لموقع وراثى واحد • ولكن فى كثير من عشائر الكائنات الحية نجد أن بعض المواقع الجينية تحملها سلسلة أليلية بها أكثر من أليلين ،مثلا أو أربع أو خمس • • • • الخ أليلات لنفس الصفة المتحكم فيها الجين • فكيف يمكن فى هذه الحالة حساب التكرارات الجينية وتكرارات التراكيب الوراثيـــة

وتحرير ما اذا كانت العشيرة فى حالة اتزان وراثـــى genotypes أم لا ؟ genetic equilibium فى حقيقة الامر توجد ثلاث حالات:

أولا : اذا كان المطلوب معرفة تكرارات الطرز الجينية المحددة بأليـــل واحد فقط ــ مثلا A_1 ، ففى هذه الحالة نفترض أن تكرار A_1 هـــو p ونجعل تكرارات الأليلات الاخر كلها معا فى هذا الموقــــع (مثلا : $A_2, A_3 \ldots A_n$) فى تكرار واحد وليكن q . فـــى هذه الحالة يكون تكرار التوازن مماثلا تماما لحالة أليلين وهى :

$$p^2\ A_1A_1 + 2pq\ A_1a_2\ldots\ldots n + q^2\ A_2\ldots nA_2\ldots n$$

والحد الأخير من المعادلة سوف يتكون من عديد من التراكيب الوراثيـــة الخليطة ،ولكن طالما أننا يهمنا هنا التراكيب الوراثية الخاصة بالأليـــل A_1 منسوبة لكل الأليلات الاخر ،فانه لا يعنينا إلاّ التراكيب المحـــدد لذلك .

ثانيا : إذا كان المطلوب معرفة قيم التوازن للتراكيب الجينية لأليليـــن اثنين فقط ــ مثلا A_2 , A_1 ــ بتكرارات هى $q_2\ q_1$ ــ فإنّ قيـــم تكرارات التوازن لهذه التراكيب سوف تتبع المعادلة :

$$q_1\ A_1A_1 + 2q_1q_2\ A_1A_2 + q_2^2\ A_2A_2$$

ولما كانت $q_1 + q_2$ لا تساوى واحداً لوجود بقية الأليلات الاخـــر . فإنّ التكرار الكلى للتراكيب الجينية الثلاثة سوف لا يساوى أيضا الواحـــد الصحيح .

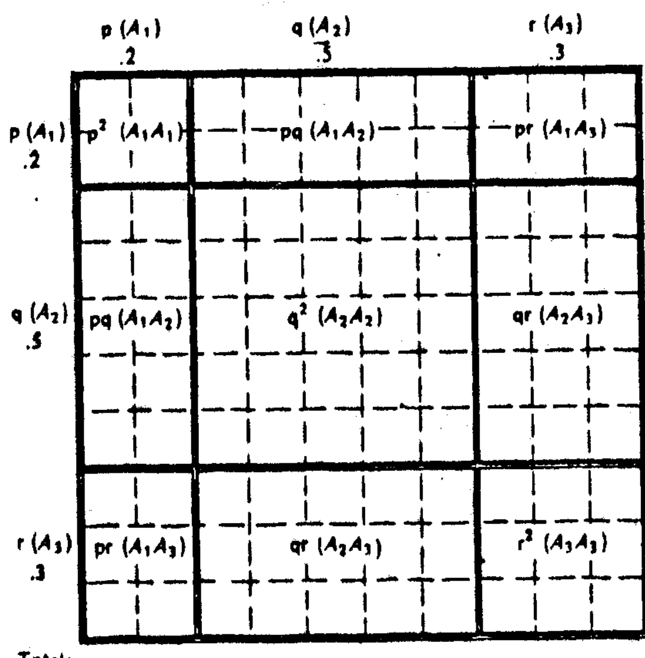
ثالثا : إذا كان المطلوب معرفة قيم التوازن للتراكيب الوراثية لثلاثة أليلات أو أكثر ، ففي هذه الحالة سوف نعتبر التكرار الأليلي لكل أليل على حده كحد من حدود مفكوك المعادلة متعددة الحدود (multincm-ial distribution) على سبيل المثال - لو فرضنا وجود ثلاثة أليلات لموقع واحد ولتكن : A_1 A_2 A_3 بتكرارات قدرها p , q , r على التوالي - لذلك نجد أن : $p + q + r = 1$

ويترتب على ذلك أنه يمكن تحديد تكرارات التوازن للطرز الجينية على أساس مفكوك المعادلة ذات الثلاثة حدود trincmial distribution ومن ثم تكون تكرارات الطُرَز الجينية كالآتي :

$$p^2 A_1A_1 + 2pq\, A_1A_2 + 2pr\, A_1\, A_3 + q^2\, A_2\, A_2 + 2qr\, A_2A_3 + r^2\, A_3A_3 = 1$$

وبناء على ذلك ، ولما كانت كل جاميطة أحادية التركيب الوراثي تحتوي فقط على أليل واحد لأيّ موقع جيني ، فإنّ التوافيق الزيجوتية بين هذه الجاميطات الأحادية سوف تتوقف على تكرارات هذه الأليلات - كما يتضح من الشكل التالي .

وفي جميع الحالات الثلاث التي سبق ذكرها - نجد أنّ حالة الاتزان يمكن الوصول إليها عقب جيل واحد فقط من التزاوج العشوائي ، فاذا كانت تكرارات الأليلات هي : $p = 0.2$, $q = 0.5$, $r = 0.3$ فان تكرارات التراكيب الوراثية سوف تكون :



تكرارات التراكيب الوراثية المتكونة تحت ظروف التزاوج العشوائي في حالة وجود ثلاثة أليلات للجيـــن •

وبصورة أخرى اذا فرض وجود ثلاثة أليلات لموقع جيني هي A,a',a فتبعا لذلك ينتج لدينا ٦ تراكيب وراثية مختلفة ، ثلاثة متماثلة وثلاثـــة غير متماثلة. فإذا رمزنا لكل من الاليلات A , á , a بالرموز p , q , r فيكون : $p + q + r = 1$ • وبناء على ذلك تكون التراكيب الجينيـــــة لعشيرة متزنة ، والتزاوج بين أفراد هذه عشوائي هي :

	أصيل (متماثل)			خليط (غير متماثل)			المجموع
التركيب الجيني	aa	a'a	AA	a'a	Aa	Aa'	
النسبـــــة	r^2	q^2	p^2	2qr	2pr	2pq	= 1

ومن الممكن معرفة أنّ مثل هذه العشيرة في حالة اتزان إذا درس ال

٣٦ تزاوجا الممكنة بين الافراد ذات التركيب الجينى السابق . وبمعرفة الجاميطات وبتطبيق المبادئ الاساسية التى ذكرت سابقا يمكن معرفة أن هذه العشيرة فى حالة اتزان أم لا .

ملحوظة : عدد التلقيحات الممكنة = $\frac{\text{عدد التراكيب الوراثية × عدد التراكيب}}{٢}$

فى اتجاه واحد = ١٨

واذا لم تكن هذه العشيرة فى حالة اتزان ، فيمكن الوصول إلى ذلك بعد جيل واحد من التزاوج العشوائى . ففى حالة وجود سلسلة أليلية ونجد مثلا أن نسبة الجين A هى عبارة عن مجموع A فى الافراد ذات التركيب AA مضافا إليه نصف التركيب الجينى للافراد Aa' ونصف التركيب للأفراد Aa . وبالمثل يمكن الحصول على نسبة الأليلات الأخر . ولتوضيح ذلك ندرس المثال التالى :

إذا رمز للكروموسومات المتشابهة بالحروف : a , a' , A بدلا من الجينات ، فإنه يمكن تحليل النتائج التى حصل عليها دوبزهانسكى وكويل (١٩٣٨) .

فقد أجرى هذان العالمان دراسة على الكروموسوم الثالث فى الدروسوفلا حيث أنّ هذا الكروموسوم سهل التمييز عن باقي الكروموسومات الأخر .

أخذت عينات عشوائية من هذه الذبابة من إحدى الغابات المنعزلة وتم دراسة الكروموسوم الثالث بها من ناحية تركيب الجينات عليه . ولقد وجد ثلاثة نماذج مختلفة عرّفناها كالآتى :

A	=	Standard	ستاندرد
a'	=	Arrowhead	أرو هيد
a	=	Chiricahua	شيريكاوا

وتبعا لذلك توجد ٦ نماذج مختلفة بين أفراد هذه الحشرات زوجية المجموعة الكروموسومية ، وفيما يلى بعض النتائج التى تحصلا عليها :

كروموسوم رقم ٣	عدد الحشرات التى اختبرت	النسبة
Both Standard AA	١٢	٠٫١٠٤٣
Both Arrowhead a'a'	٢٧	٠٫٢٣٤٨
Both Chiricahua aa	٣	٠٫٠٢٦١
Stand./ Arrowh. Aa'	٣٦	٠٫٣١٣٠
Stand./ Chiric. Aa	١٠	٠٫٠٨٧٠
Arrowh./ Chiric. a'a	٢٧	٠٫٢٣٤٨
المجموع	١١٥	١٫٠٠٠٠

وطبقا لما سبق ذكره ، نجد نسبة التكرار لهذه الكروموسومات كالآتى :

A = ستاندارد = p = ٠٫٣٠٤٣

a' = أورهيد = q = ٠٫٥٠٨٧

a = شيريكاوا = r = ٠٫١٨٧٠

المجموع ١٫٠٠٠٠

وباستعمال هذه النتائج لتكرار الكروموسومات يمكن ايجاد النسبة النظرية المتوقع الحصول عليها وأنواع النماذج للذباب الحامل لمثل هذه

الكروموسومات كالآتى :

التركيب الجينى		النسبة النظرية	العدد المتوقع
AA (p^2)	=	٠٩٢٦ر٠	١٠٫٦٥
a'a' (q^2)	=	٢٥٨٨ر٠	٢٩٫٧٦
aa (r^2)	=	٠٣٥٠ر٠	٤٫٠٢
aa (2pq)	=	٣٠٩٦ر٠	٣٥٫٦٠
Aa' (2pr)	=	١١٣٨ر٠	١٣٫١٠
a'a (2qr)	=	١٩٠٢ر٠	٢٨٫٧٠

وبمقارنه القيم المشاهدة بالقيم النظرية ــ وجد أن مربع كاى =٦٣ر٢ عند درجات الحرية = ٣ ، وقيمة الاحتمال P.value أقل من ٠٥ر٠ (اختلاف غير معنوى) .

<u>ملحوظة</u> : عدد درجات الحرية = عدد الفئات ــ عدد الأليلات = ٦ــ٣= ٣ . ومن ذلك أثبت هذان العالمان وجود علاقة تامة بين الأعداد التى حصلا عليها فعلا والأعداد المتوقع الحصول عليها نظرياً .

وبذلك أثبتا أنّ مثل هذه الأفراد من العشيرة تحت الدراسة فى حالة اتزان تام وأن التزاوج بين هذه الأفراد يتم عشوائيا ــ أى أنّ قانون هاردى ــ فينبرج ينطبق عليها .

علاقة السيادة بالتكرار الجينى فى حالة الأليلات المتعددة :

إذا وجدت سيادة غير تامة بين الأليلات a , a' , A من ذلك

يمكن ملاحظة وجود ٦ أشكال مظهرية مختلفة ومن السهولة بمكان إيجاد التكرار الجينى لمثل هذه الحالة • لكن فى كثير من الحالات تكون السيادة التامة سببا فى إخفاء كثير من التراكيب الوراثية • فقد توجد أفراد ذات شكل مظهرى متماثل لكنها تختلف فى تركيبها الجينى • فإذا فرض أنّ الجين A سائد على كل من a' و a وأن الجين a' سائد على a ففى هذه الحالة يمكن مشاهدة ثلاثة أشكال مظهرية. ومن الحالات التى دُرِسَت فى هذا المجال وراثة اللون فى الأرانب•

اللون الكلى	Full colour :	AA , Aa' , Aa
هيمالايا	Himalayan :	a'a' , a'a
البينو	Albino :	aa

فإذا كان كل من الجينين A و a' سائدين على الجين a وأن كُلاً من A و a' ليس بينهما سيادة ، فعلى هذا الأساس توجد أربعة أشكال بدلا من ثلاثة •

وخير مثال يوضح ذلك هو مجاميع الدم A - B - O فى الانسان •

هذه المجاميع تخضع للسيطرة الجينية لجين واحد ذى ثلاثة أليلات هى :

A ينتج الأنتيجين A a' ينتج الأنتيجين B a لايكون انتيجينات	A و a' لا توجد بينهما سيادة بينما A و a' يسودان سيادة تامة على a .

وبذلك يمكن الحصول على أربعة أشكال مظهرية هى A . B.AB & O
وعند تطبيق نظرية التكرار الجينى على هذه الحالة نجد أن :

p	ترمز للعامل	A
q	ترمز للعامل	a'
r	ترمز للعامل	a

وكما سبق الذكر فإنّ مجموع p ،q ، r يساوى واحدا صحيحا ، من ذلك يتضح وجود أربع مجاميع دم ناتجة من هذه الأليلات الثلاثة :

التركيب الوراثى	الشكل المظهرى	النسبـــــة
aa	مجموعـــــة O	r^2
AA , Aa	مجموعـــــة A	$p^2 + 2pr$
a'a	مجموعـــــة B	$q^2 + 2qr$
Aa	مجموعـــــة AB	$2pq$

المجموع = ١ ر٠

فاذا أمكن معرفة أنواع مجاميع الدم لعشيرة ما ، فانه يمكن إيجـــاد نسب العوامل الوراثية كالآتـــى :

مثـال : البيانات التالية توضح التركيب الوراثى لمجموعات الدم ABO والقيم المتوقعة لكل من p ، q ، r والنسب المشاهدة فى عينة حجمها ١٩٠١٧٧ من رجال القوات الجوية البريطانية (عن ريس وسنجر عام ١٩٥٤) :

(التركيب الوراثـي)	AA ∨ AO	BB ∨ BO	OO	AB
مجموعة الـــــدم	A	B	O	AB
التكرار المتوقـــع	$p^2 + 2pr$	$q^2 + 2qr$	r^2	$2pq$
التكرار المشاهـــد٪	41.716	8.560	46.684	3.040

ولقد أوضح العالم كابيلليني ومعاونوه عام ١٩٥٥ طريقة مبسطة للحصول على التكرار الجينى i (O) وهو الجذر التربيعى لتكرار المجموعة O كالآتى :

$$\therefore \; B + O = q^2 + 2qr + r^2 = (q + r)^2 = (1 - p)^2$$

$$p = 1 - \sqrt{\bar{B} + \bar{O}} = A$$

حيث $\bar{B}$ و $\bar{O}$ هى تكرار المجموعات B و O على التوالى . ومن ثم نجد أنّ :

$$q = 1 - \sqrt{\bar{A} + \bar{O}} = B \quad \text{and} \quad r = \sqrt{\bar{O}} = i$$

وباستعمال هذه الطريقة نجد أنّ التكرارات الجينية هـى :

$$(A = p = 0.2567) + (B = q = 0.0599) + (i = r = 0.6834) = 1$$

والمثال التالى يوضح ما سبق :

فى اختبار المجموعة الدموية لـ ٦٠٠٠ شخص وجدت النتائج التاليه :

مجموعة الدم	العدد المختبر	النسبـــة
O	١٨٤٦	٠٫٣٠٧٦٧
A	١٩٢٠	٠٫٣٢٠٠١
B	١٦٢٧	٠٫٢٧١١٦
AB	٦٠٧	٠٫١٠١١٦
المجمـوع	٦٠٠٠	١٫٠٠٠٠٠

وبتطبيق المعادلات السابقة نجد أنّ تكرار هذه الأليلات هو :

$\sqrt{\overline{B} + O} = A = p$ = ١ — $\sqrt{٠٫٥٧٨٨٣}$ = ٠٫٢٣٩١٨٩

$\sqrt{\overline{A + O}} = a' = q$ = ١ — $\sqrt{٠٫٦٢٧٦٦}$ = ٠٫٢٠٧٧٤٦

$\sqrt{O} = a = r$ = $\sqrt{٠٫٣٠٧٦٦}$ = ٠٫٥٥٤٦٧٧

المجمـــوع ١٫٠٠١٦١٢

وهذا الفرق عن الواحد الصحيح غير كبير ويمكن بطرق احصائية اثبات عدم معنويته •

التوازن الوراثى فى العشائر فى حالة وجـود أكثر من موقع جينى واحد

Equilibrium with more than one locus

إنّ الوصول إلى حالة التوازن فى العشيرة خلال جيل واحد من التزاوج العشوائى تنطبق تماما طالما أخذنا فى الاعتبار كل موقع جينى على حـــده ، دون النظر لما يحدث فى المواقع الجينية الأُخَر • أما اذا أخذنا فى الاعتبار نواتج موقعين وراثيين مختلفين ، وينعزل كل منهما مستقلا عن الآخر ، فـى آن واحد ، مثلا A - a و B - b فانّ عدد الطرز الجينية فى العشيرة سوف يتزايد إلى $٣^٢$ = ٩ ، وهى

(AABB , AABb , A a BB, AaBb , aaBB......etc.)

وكما هو متوقع تتزايد حدود مفكوك المعادلة متعددة الحدود multinomial

فاذا فرضنا الرموز التالية لتكرارات الجينات :

A	a	B	a
p	q	r	s

فإنّ نسب الاتزان لتراكيبها الجينية يمكن التعبير عنها بالمعادلة التاليــة :

$$(pr + ps + qr + qs)^2 = 1$$

وبأسلوب آخر كالآتـــــى :

$p^2 r^2$(AABB), $2p^2rs$ (AABb), $2p^2s^2$(AAbb), 2pqr^2(AaBB)
.... $q^2 s^2$ (aabb) = 1

وتعتمد معادلة التوازن هذه على الحدود :

pr , ps , qr and qs

وهى تكرارات التوازن للجاميطات : AB , Ab, aB , and , ab

وعند ما تكون تكرارات هذه الجاميطات فى حالة اتزان ، فإنّ تكرارات التوازن للطُرُز الوراثية فى العشيرة تكون أيضا فى حالة اتزان .

وعند ما يحدث اختلال فى التوازن الوراثى للعشيرة عند دراســـة موقعين وراثيين فى آن واحد ، فإنّ سرعة استرداد حالة التوازن تتوقــف على كون الجينات مستقلة التوزيع أو مرتبطة مع بعضها فى نفس الكروموسوم .

أولا : عند ما تكون المواقع مستقلة عن بعضها :

عند ما يكون كل موقع جينى محمولا فى كروموسوم مختلف عن الآخر فى هذه الحالة نجد أن تكوين الجاميطات يكون بنسب متساوية كالآتى :

A	B ⟶	AB $\frac{1}{4}$	= ٢٥٪
	b ⟶	Ab $\frac{1}{4}$	= ٢٥٪
a	B ⟶	aB $\frac{1}{4}$	= ٢٥٪
	b ⟶	ab $\frac{1}{4}$	= ٢٥٪

فإذا بدأنا بعشيرة بالتراكيب الوراثية الخليطة (AaBb x AaBb)

وكانت تكرارات الجينات فيها متساوية (أى : p = q = r = s = 0.5) ، فإنّ أنواع الجاميطات الأربع (وهى AB . Ab . aB . ab) تتكون فى الحال طبقا لتكرارات الاتزان وهى ٢٥ ٪ لكل منها (=٢٥ر٠) ٠ وفى هذه الحالة يمكن الوصول إلى الاتزان فى التراكيب الجينية فى خلال جيل واحد فقط ٠

أما اذا فرضنا وجود عشيرة بدأت بأعداد متساوية من الأفراد ، نصفها يحمل التركيب الجينى (AABB) والنصف الآخر يحمل التركيب الجينى (aabb) ، وحدث بينهما التزاوج العشوائى (aabb) × (AABB)، فإننا فى جيل البداية سوف نجد نوعين من الجاميطات هما : ab و AB ٠ فى هذه الحالة نجد أنّ التوازن الوراثى لكل التراكيب الجينية لا يمكن الوصول إليه فى الجيل التالى ، حيث أنّ العديد من الطرز الجينية لن تكون متواجدة (مثلا AAbb و aaBb و Aabb ٠٠٠٠ إلخ) وهنا يبرز سؤالان :

<u>الأول</u> : ما هى تكرارات التوازن المتوقعة للجاميطات ؟

<u>الثاني</u> : ما هو مدى السرعة للوصول إلى تكرارات التوازن هذه ؟

باستمرار التزاوج العشوائى فى هذه العشيرة نجد أنّ التوزيع التكرارى للجينات كالآتى :ـ

(أ) A ——— a = p (A) = q (a) = 0.5

(ب) B ——— b = r (B) = s (b) = 0.5

مما سبق نجد أن التراكيب الجينية التسعة المحتملة فى العشيرة هى :

AA BB	Aa BB	aa BB
AA Bb	Aa Bb	aa Bb
AA bb	Aa bb	aa bb

كما نجد أن أنواع الجاميطات المحتمل تواجدها فى المستودع الجاميطى للعشيرة لمثل هذين الجنيين المستقلين عن بعضها هى :

AB	Ab	aB	ab
r	s	t	u

تكرارهـا :

فاذا صنفنا هذه الجاميطات الى جاميطات تنافرية (in repulsion) وهى Ab و aB ، والى جاميطات تجاذبية (in coupling) وهى AB و ab ، وحيث أنه من المفروض أن تكون تكرارات الجينات فى الجاميطات التنافرية مساوية لتكرارات الجينات فى الجاميطات التجاذبية ، فأننا نتوقع ـ عند التوازن تكون أن نواتج ضرب التكرارات لكلا نوعى الجاميطات متساوية ، أى : (Ab) (aB) = (AB) (ab)

أى أنه عند التوازن نجد أن : ru = st

أو بمعنى آخـر : ru - st = zero

مثال : لو فرضنا أنّ التكرارات لكل من A و B هى ٦ر٠ ولكل من a و b هى ٤ر٠ عند ئذ وفى حالة الاتزان نجد أنّ :

تنافريـة .... تجاذبيـة

(٢٤ر٠) x (٢٤ر٠) = (٣٦ر٠) x (١٦ر٠) = ٠٥٧٦ر٠

ru - st = 0.076 - 0.076 = zero

أى أنّ العشيرة قد وصلت الى حالة الاتـزان .

حالة عدم الاتـــزان : Disequilibrium

أما إذا وجد فرق بين تكرارات الجاميطات التنافرية وتكرارات الجاميطات التجاذبية فى العشيرة الاصلية (الاوّلية) ، فأن هذا الفرق يمثل التغير فى تكرارات الجاميطات (الجينات) وهو يدل على عدم الاتزان ويستمـــر الى أن يحدث التوازن . ويطلق على هذا الفرق اسم " عدم التهـــوازن disequilibrium " أو (d) ، أى : $ru - st \neq 0$

ـ فاذا كانت قيمة d موجبة : $(Ab)\ (aB)\ -\ (AB)\ (ab)\ =\ +\ d$

فللاقتراب من حالة التوازن يجب أن تضاف قيمة d لتكرار كل نوع مـــن أنواع الجاميطات التجاذبية ، وتستبعد هذه القيمة من تكرار كل نـــوع من الجاميطات التنافرية (جدول ٢ ـ ٤) .

ـ أما اذا كانت قيمة d سالبة :

فالعكس هو الصحيح ، أى تطرح قيمة d من تكرار كل نوع من أنـــواع الجاميطات التجاذبية ، وتضاف لتكرار كل نوع من الجاميطات التنافرية .

وفى كلتا الحالتين تتناقص حالة عدم الاتزان تدريجيا حتى تصـــل قيمة d إلى الصفر عندما تصل العشيرة إلى الاتزان . ويجب ملاحظة أن قيمة d تنقص بمقدار النصف عقب كل جيل من أجيال التـــزاوج العشوائى . فلو فرضنا أن :

جيل البداية	F_0	$d = 0.5000 = \frac{1}{4}$
أول جيل	F_1	$d = 0.2500 = \frac{1}{4}$
ثاني جيل	F_2	$d = 0.1250 = 1/8$
ثالث جيل	F_3	$d = 0.0625 = 1/16$

أى أن نصف الفرق عن حالة عدم الاتزان يتناقص عقب كل جيل ، لذلك ففى خلال ٤ أو ٥ أجيال من التزاوج العشوائى نجد أن أكثر من ٩٠ ٪ من هذا الفرق قد تلاشى بواسطة جميع الجاميطات ويتبقى أقل من ١٠٪ من حالات عدم الاتزان .

مثال (١) : المثال التالى المذكور فى الجدول (٢ـ٤) يبيّن كيفية حساب القيمة d ، وكيفية حدوث التغير فى تكرار الجاميطات حتى الوصول إلى حالة الاتزان .

(ملحوظة : كلما زاد عدد المواقع الوراثية تحت الدراسة كلما كانت سرعة التغير فى قيمة d أبطأ) . عشيرة بها تكرار الجينين (A - a و B - b) غير المرتبطين كان A = B = ٠٫٦٠ و a = b = ٠٫٤٠ ، وتكرار التراكيب الوراثية الأولية (جيل البداية) وهى AABB = AA bb = aaBB = ٠٫٣٠ وتكرار aabb = ٠٫١٠ ، احسب قيمة d فى جيل البداية ثم عقب عدة أجيال (٤ أو ٥ .... الخ) .

الحل :

جدول (٢ـ٤) : كيفية حساب قيمة d وتكرارات التوازن للجاميطات

فى عشيرة غير متزنة ـ ثم تناقص قيمة d للوصول الى الاتزان عقب عـــدة أجيال من التزاوج العشوائى • (أنظر الجدول ٢ـ٤) •

جدول (٢ـ٤) : تكرارات التوازن للجاميطات فى العشيرة •

العشيرة الأولية		الجاميطات		
		الطراز	التكرار الأولي	تكرار الاتـــزان
30%	AA bb	AB	0.3	0.3 + d
30%	AA bb	Ab	0.3	0.3 - d
30%	aa BB	aB	0.3	0.3 - d
10%	aa bb	ab	0.1	0.1 + d

$d = (Ab)\ (aB) - (AB)\ (ab) = (0.3)(0.3) - (0.3)(0.1) = 0.09 - 0.03 = 0.06$

كيفية الوصول الـــى حالـــة الاتـــزان

الجيل Generation	القيمة المضافة (AB و ab) أو المطروحة من (aB و Ab)	نسبة عدم الاتـــزان المتبقيـــة	تكرارات الجاميطات فى الأجيال المتعاقبة AB	Ab	aB	ab
F_0	——	1 d	0.30	0.30	0.30	0.10
F_1	0.5 d	0.5 d	0.33	0.27	0.27	0.13
F_2	0.75 d	0.25 d	0.345	0.255	0.255	0.145
F_3	0.875 d	0.125 d	0.3525	0.2475	0.2475	0.1525
.	.	.	.	.	.	.
equilib.	d	0 d	0.36	0.24	0.24	0.16

مثـــال (٢) :

P_1 : AA BB = (0.5) x aa bb = (0.5)

Gametes : AB = 0.5=r ab = (0.5)=u

F_1 : AA BB AaBb aa bb

0.25 0.50 0.25

فى جيل البد اية نجد أن :

st = 0x0 = θ, ru = 0.5 x 0.5 = 0.25

∴ d = ru - st = 0.25 - 0.00 = 0.25 = $\frac{1}{4}$

وفى الجيل التالى نجد أن :

الجاميطـــــات :	AB	AB	Ab	aB	ab	ab
	0.25	0.125	0.125	0.125	0.125	0.25
التكـــــرار :	(2/8	+ 1/8)	1/8	1/8	(1/8 +	2/8)

∴ ru = 3/8 x 3/8 = 9/64 and st = 1/8 x 1/8 = 1/64

∴ d = ru-st = 9/64 - 1/64 = 8/64 = 1/8

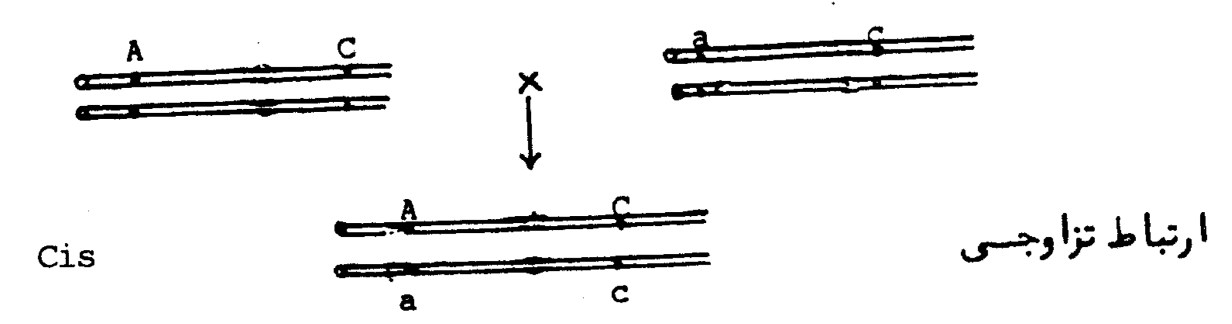
مما سبق نجد أن قيمة d ، أى انحراف العشيرة عن حالة الاتزان يقل بمقدار النصف عقب كل جيل من التزاوج العشوائى حتى نصل الـــى حالة الاتزان النهائى عند ∞ من الأجيال .

ثانيا : عند ما تكون المواقع مرتبطة مع بعضها : Linked genes .

تكون سرعة الوصول إلى حالة التوازن أبطأ فى حالة الجينات المرتبطـة عما هو الحال فى حالة الجينات مستقلة التوزيع . ويوجد نظامـــان للارتباط .

(١) النظام التزاوجى Cis أو Coupling : وفيه تدخل الصفتـــان السائدتان التلقيح عن طريق أحد الأبوين والصفتان المتنحيتـان

عن طريق الأب الآخر .



(٢) النظام التنافرى Repulsion(trans) : وفيه تدخل صفة سائدة مـــع أخرى متنحية عن طريق أحد الأبوين ، وصفة متنحية مع الأخـــرى السائدة عن طريق الأب الآخر :

A c × a C

تنافـــرى

Trans A c / a C

وعند ما تكون العشيرة فى حالة التوازن ، نجد أن حالات النظـــــام التزاوجى Cis = حالات النظام التنافرى Trans . وفى هذه الحالة نجد أن تكرارات أنواع الجاميطات تتوقف على التكرار الجينى وليس على شـــدة الارتباط بين الجينـــات .

فى حالـــة التوازن

Cis = trans

A (r) C	a (u) c
A (s) c	a (t) C

∴ فى حالة التوازن : $\therefore \quad ru = st$

أما فى حالة عدم التوازن نجد أن : $ru - st \neq zero = d$

مأذا فرضنا أن نسبة العبور بين الموقعين الجينيين = X

∴ قيمة d = تقل فى كل جيل بمقدار يساوى $(1 - X)$

فاذا كانت قيمة الانحراف عن الاتزان فى جيل البداية (o) هى d_0

∴ نجد أنَ ذلك فى الأجيال المتعاقبة كالآتـــــى :

جيـل البدايـة : $d = d_o$

الجيل التالـــى : $d_o(1-X) = d'$

الجيل الذى يليه : $d'(1-X) = d''$

∴ يمكن وضع القانون العام لحساب قيمة d فى أى جيل كالآتـــــى :

$$d_t = d_0 \quad (1 - X)^t$$

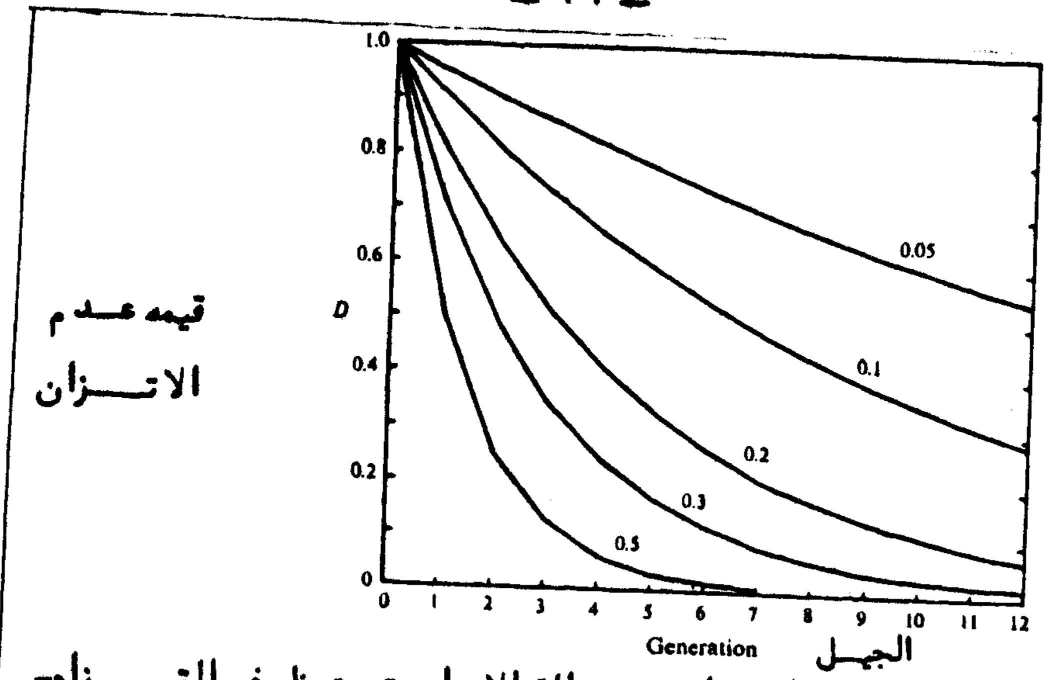
حيث dt قيمة الفرق فى أىّ جيـــل

d_0 قيمة الفرق فى جيل البداية

X = نسبة العبور بين الموقعين

t = عـــدد الأجيـــــــال

ويلاحظ أنه كلّما زادت شدة الارتباط بين الموقعين تـحت الدراسـة كلما زاد عدد الأجيال اللازمة للوصول الى الاتزان ٠ وتبقى حالــــــة عدم الاتزان لزمن أكثر نتيجة الارتباط كما يتضح ذلك من الشكل (٢ـ٢) :



شكل (٢ـ٢) : الاقتراب من حالة الاتزان تحت ظروف التــــزاوج العشوائى لموقعين وراثيين مأخوذين فى الاعتبار معا • تبين الخطـوط البيانية قيمة عدم الاتزان D منسوبة إلى نفس القيمة من جيل البدايـة • تشير الخطوط البيانية الخمسة إلى درجات مختلفة من الارتباط بيـــن الجينين كما هو موضح من قيم الاتحادات الجديدة بجانب كل خــط • يشير الخط الموسوم بالقيمة 0.5 الى عدم ارتباط الموقعين •

<u>مثال</u> : اذا كانت نسبة العبور بين جينين مرتبطين هى ١٠ ٪ وكانــت انحرافات تكرارات الجاميطات التجاذبية والتنافرية عن الاتزان هــى ٢٥ ٪ فى جيل البدايـة - احسب قيمة عدم الاتزان عقب ٥ أجيـال من التزاوج العشوائـى •

<u>الحـل</u> :

$$d_t = d_0 \ (1 - X)^t$$

$t = 5$, $d_0 = 0.25$ and $X = 0.1$

$$\therefore dt = 0.25 \ (1- 0.1)^5 = 0.25 \ (0.9)^5 = .25(0.5905) = 0.148$$

كرر المثال السابق لو كانت نسبة العبور ٥ ٪ .

هذا وسوف نتناول أثر الجينات المرتبطة على أختلال التوازن الوراثي في العشائر المندلية تحت موضوع الانتخاب الطبيعي Natural selection

التكرار الجيني في حالة الصفات المتأثرة بالجنس :

Gene frequency in sex-influenced traits

مقدمة :

قد يتغير تعبير علاقات السيادة Dominance والتنحي Recessiveness لجين ما بدرجة كبيرة عند ما تتعرض هذه العلاقات لظروف بيئية مختلفة . وأبرز هذه الظروف هو تأثير الهرمونات الجنسية Sex hormones . ففي الصفات المتأثرة بالجنس (sex influenced traits) نجد أنّ الطرز الجينية الخليطة Heterozygous genotypes سوف تعطي أشكالا مظهرية مختلفة في الجنسين — حيث تنعكس علاقات السيادة والتنحي بين أليلات الجين الواحد . وهنا سوف نتناول الصفات المتأثرة بالجنس التي تكون جيناتها محمولة فقط في الأوتوسومات . وتقديرات التكرارات الأليلية للجين المتأثر بالجنس تحسب بطريقة غير مباشرة في أحد الجنسين — وهي الجذر التربيعي لتكرار الفئة المظهرية المتنحية في هذا الجنس وهي : $q = \sqrt{q^2}$

وبنفس الطريقة في الجنس المضاد يمكن تقدير قيمة p ، حيث : $p = \sqrt{p^2}$

واثبات تأثير الجنس يمكن الحصول عليه لو كان مجموع تقديرات كل من p و q التي أجريت في الجنسين المختلفين تقرب من الواحد الصحيح .

مثال :

فى العشيرة الآدمية ، حالة الأصبع السبابة index-finger الاقصر من الاصبع البنصر ring finger محكومة بجين متأثر بالجنس ، حيث يظهر سائدا فى الذكور ومتنحيا فى الاناث . عينة من الذكور فى هذه العشيرة وجد أنها تحتوى على ١٢٠ فردا قصيرا لاصبع السبابة و ٢١٠ فردا طويلا لهذا الاصبع . أحسب التكرارات المتوقعة للاصبع الطويلة والاصبع القصيرة فى اناث هذه العشيرة .

الحـل :

حيث أن علاقات السيادة قد انعكست فى الجنسين ، دعنا نستعمل الحروف الكبيرة ذات الارقام لترمز للأليلات فى الجنسين لتجنب الخلط مع كل من رموز السيادة العادية والسيادة المشتركة ، كما يتضح من الجدول التالى :

الطراز الجينى Genotype	الشكل المظهرى	
	ذكــور ♂♂	انــاث ♀♀
$S^1 \quad S^1$	قصيرة	قصيرة
$S^1 \quad S^2$	قصيرة	طويلة
$S^2 \quad S^2$	طويلة	طويلة

نفرض أن p = تكرار الأليل S^1 و q = تكرار الاليل S^2

$$\therefore p^2(S^1 S^1) + 2pq(S^1 S^2) + q^2(S^2 S^2) = 0.1$$

في الذكور : أليل الاصبع الطويلة S^2 متنحى :

$$\therefore q = \sqrt{q^2} = \sqrt{210 / (120 + 210)} = \sqrt{0.64} = 0.8$$

$$\because p + q = 1$$

$$\therefore p = 1 - q = 1 - 0.8 = 0.2$$

في الاناث : أليل الاصبع القصيرة متنحى

$$\therefore p^2 + (0.2)^2 = 0.04 \text{ Or } 4\%$$

أي ٤ ٪ من الاناث في هذه العشيرة من المحتمل أنها تكون قصيرة الأصابع السبابة ومن ثم فالباقى وهو ٩٦٪ لا بد وأن تكن طويلة إصبع السبابة •

مسائل على التكرار الجينى للصفات المتأثرة بالجنس:

(١) الصلع baldness صفة وراثية متأثرة بالجنس ، سائدة فى الذكور ومتنحية فى الاناث• عينة من الرجال حجمها ١٠٠٠٠ فرد وجد بها ٧٢٢٥ رجلا غير أصلع • فى عينة مماثلة من النساء احسب العدد المتوقع من النساء غير الصلع•

(٢) وجود القرون فى بعض قطعان الغنم ،صفة وراثية متأثرة بالجنس — (سائدة فى الذكور ومتنحية فى الاناث) • عينة من الغنم الاناث حجمها ٣٠٠ نعجة وجد أنها تحتوى على ٧٥ نعجة من ذوات — القرون ، والمطلوب :

(أ) احسب النسبة المئوية المتوقعة من الاناث خليطة التركيب الوراثى •

(ب) احسب النسبة المئوية المتوقعة من الذكور ذوى القـــــرون •

الحل :

(١) فى الذكور الأليل b (غير أصلع) متنحى ، ومن ثم فتكرار الفئـة الوراثية المتنحية bb هو q^2 :

$\because q^2 = 7225 / 10000 \ , \ q = \sqrt{q^2} = \sqrt{0.7225} = 0.85$

$\because p + q = 1 \ , \because p = 1 - q = 1 - 0.85 = 0.15$

وفى الاناث الأليل b (غير أصلع) سائد ، ومن ثم فتكرار الفئـــة الوراثية السائدة p^2 للذكور :

$\because p^2 = (0.15)^2 = 0.0225$

∴ نسبة الاناث غير الصلع هـــى :

$1 - 0.0225 = 0.9775 = 97.75\ \%$

(٢) فى الاناث عديم القرون h متنحى ، ومن ثم فتكرار الفئة الوراثيـــة المتنحية hh هـــو q^2

$\because q^2 = 75/300 \qquad \because q = \sqrt{q^2} = \sqrt{75/300} = \sqrt{0.5}$

$\because p = 1 - q = 1 - 0.5 = 0.5$

ومن ثم فنسبة الاناث الخليطة هى 2pq فى عينة الانـــاث

$\because 2pq = 2\ (0.5)\ (0.5) = 0.5$

نسبة الذكور ذوى القرون على مستوى العشيرة (القطيع) هى :

$\because p^2 + 2pq = (0.5)^2 + 2\ (0.5)\ (0.5) = 0.75 = 75\%$

التكرار الجيني في حالات الارتباط بالجنس

Gene frequency with six - linked traits

بالنسبة للجينات المرتبطة بالجنس فان الوضع يكون أكثر تعقيدا عن الجينات الأوتوسومية ، وذلك لزيادة عدد التراكيب الوراثية المحتملة لوجود اختلاف في عدد الكروموسومات ما بين الجنس متماثل الجاميطات homogametic sex والجنس مختلف الجاميطات heterogametic sex •

فاذا كانت الاناث XX والذكور XY ، فاننا نتوقع وجود خمسة تراكيب جينية في العشيرة لزوج واحد من الجينات ($A_1 - A_2$) ثلاثة في الاناث ($A_1 A_1, A_1 A_2, A_2 A_2$) واثنان في الذكور ($A_1 - A_2$)

والعلاقة ما بين التكرار الجيني وتكرارات الطرز الجينية genotypes في الجنس متماثل الجاميطات هي نفس العلاقة بالنسبة للجينات الأوتوسومية السابق ذكرها • أما بالنسبة للجنس مختلف الجاميطات فيوجد فقط تركيبان وراثيان ، وكل فرد يحمل أليلا واحدا بدلا من اثنين • ولهذا السبب نجد أن $\frac{٢}{٣}$ الجينات المرتبطة بالجنس في العشيرة تكون محمولة في الجنس متماثل الجاميطات و $\frac{١}{٣}$ الجينات يكون محمولا في الجنس مختلف الجاميطات •

وفي كلتا الحالتين نجد أن : $A_1 + A_2 = p + q = 1$

فاذا فرض أن الاناث هي الجنس متماثل الجاميطات (كما هو الحال في الانسان والدروسوفلا) نجد أن بها تراكيب جينية ، اما الذكور

(وهى الجنس مختلف الجاميطات) فيوجد بها تركيبان وراثيان فقط:

Females	انـــــاث			ذكور males	
	A_1 A_1	A_1 A_2	A_2 A_2	A_1	A_2
Frequency:	P	H	O	R	S

Note : Females XX and Males XY

وبذلك يكون تكرار الجين A_1 فى الاناث : $P_f = P + \frac{1}{2} H$

ويكون تكرار الجيـــــن A_1 فى الذكـور: $P_m = R$

∴ تكرار الأليل A_1 فى العشـيرة كلها هـو: $\bar{P} = 2/3\ P_f + 1/3\ P_m$

$= 1/3\ (2P_f + P_m)$

$= 1/3\ (2P + H + R)$

من من ذلك نستنتج القانون العام لحساب التكرار الجينى فى حالـــة الارتباط بالجنس كالاتى (فى العشيرة كلها) .

A_1	$P = 1/3\ (2P + H + R)$
A_2	$q = 1/3\ (2Q + H + S)$

حيث P = نسبة الاناث A_1A_1 Q = نسبة A_2 A_2 فى الاناث

H = نسبة الاناث A_1 A_2

R = نسبة الذكور A_1 و S = نسبة الذكور A_2

(وعند التوازن فى العشيرة نجد أن التكرار الجينى فى الاناث = التكرار

الجينى فى الذكور) ٠

واذا قدرنا التكرار الجينى ووجد أنه مختلف فى الأناث عن الذكور دل ذلك على أن العشيرة ليست فى حالة اتزان ٠ ولا يتغير التكرار الجينى فى العشيرة ككل ، لكنه يتذبذب بين الجنسين كلما اقتربنا من حالة الاتزان equilibrium ٠ ويمكن توضيح السبب وراء ذلك من الاعتبارات التالية :

فالذكور تحصل على جيناتها المرتبطة بالجنس من أمهاتها فقط ، لذلك نجد أن P_m تكون مساوية لـ P_f فى الجيل السابق ٠
أما الاناث فانها تحصل على جيناتها المرتبطة بالجنس بالتساوى من كلا الابوين ، لذلك تكون P_f مساوية لمتوسط كل من P_m و P_f فى الجيل السابق ٠ فاذا رمزنا لتكرار النسل بالرمز P نجد الاتى :

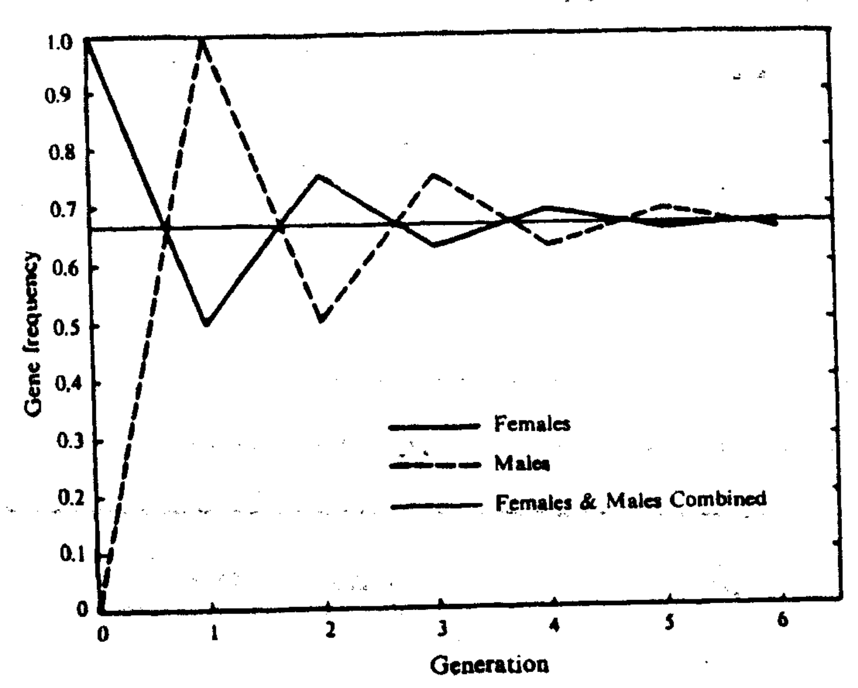
$$P'_m = P_f$$
$$P'_f = \frac{1}{2} (P_m + P_f)$$

ومن ثم نجد أن الفرق فى التكوارات بين الجنسين هو :

$$P'_f - P'_m = \frac{1}{2} (P_m + P_f) - P_f = - \frac{1}{2} (P_f - P_m)$$

أى أن هذا الفرق يساوى نصف الفرق فى الجيل السابق ، لكن فى الاتجاه العكسى ٠ لذلك فان توزيع الجينات بين الجنسين يتذبذب مرة لصالح الذكور ومرة لصالح الاناث ، لكن هذا الفرق يقل بنسبة ٥٠ ٪ عقب كل جيل من التزاوج العشوائى ، ومن ثم تقترب العشيرة بسرعة من حالة الاتزان حتى تصبح التكرارات متساوية فى كلا الجنسين ٠

ويوضح الشكل (٢-٣) الاقتراب من حالة التوازن بتكرار جيني $\frac{2}{3}$ ، عندما تبتدأ العشيرة بخلط اناث من طراز واحد (جميعها بالتركيب $A_1 A_1$) مع ذكور من الطراز الآخر (جميعها بالتركيب الجيني A_2) مع ترك أفرادها يتزاوجون عشوائيا .



شكل (٢-٣) : الاقتراب من حالة الاتزان تحت التزاوج العشوائي لجين مرتبط بالجنس ،مبينا التكرار الجيني بين الأناث ،وبين الذكور وفي الجنسين معا . تبدأ العشيرة بإناث جميعهن من طراز واحد ($q_f = 1$) ، وذكور جميعهم من الطراز الآخر ($q_m = 0$) .

مثال :

قام العالم سيرل Searl عام ١٩٤٩ بحصر التكرارات لعدد من الجينات في عينة من القطط في مدينة لندن . وكانت الحيوانات

المختبرة قد أرسلت للمستشفى البيطرى لاعدامها ،ومن ثم فليس من الضرورة أن تكون هذه القطط عينة عشوائية . ومن بين الجينات التى درست الجين المرتبط بالجنس الخاص باللون البرتقالى "Orang (O)" للفراء وجميع التراكيب الجينية الثلاثة للاناث يمكن التعرف عليها ، حيث أن الخليط سلحفائى "tortoiseshell" أو "كاليكو "Calico" . ولقد أختبرت البيانات المتجمعة لتوقعات قانون هاردى ـ فاينبرج لادراك ما إذا كان هناك دليل على عدم التزاوج العشوائى . والبيانات مدونة فى الجدول التالى :

عـدد الافـراد Number of individuals							
	الاناث Femeles				الذكور Males		
التركيب الجينى	++	+O	OO		+	O	
المظهر	أسود	سلحفائى	برتقالى	المجموع	أسود	برتقالى	المجموع
المشاهد	277	54	7	338	311	42	353
المتوقع	273.4	61.2	3.4	338			
للاناث	$X^2_1 = 4.6$, $P = 0.04$						

ـ الاختبار الاول : هو تحديد ما اذا كان التكرار الجينى متساويا فى كلا الجنسين :

	عدد الجينات			التكرار الجينى لـ o
	+	o	Total	q
فى الاناث	608	68	676	0.101
فى الذكور	311	42	353	0.119

— والاختبار الثانى هو اختبار تكرارات الطرز الجينية فى الاناث للتوازن مع قانون هاردى — فاينبرج ، كما هو مبين فى الجدول الأول ، وذلك باستخدام التكرارات الجينية التى حسبت .

ويتضح أن التكرار الجينى فى الذكور أكبر قليلا من الاناث لكن الفرق غير معنوى ، مما يدل على أنه لا يوجد سبب للاعتقاد بعدم وجود اتزان فى العشيرة ، إلا أن الاختلافات الموجودة بين الأعداد المشاهدة والاعداد المتوقعة — لو كانت حقيقة ، فأن ذلك قد يكون لعدم التزاوج العشوائى ، أو لصغر العينة .

التكرار الجينى فى حالة الارتباط بالجنس فى العشائر الطبيعية :

Sex- Linkage in Natural Populations

عندما يكون بين أليلى جين مرتبط بالجنس سيادة مشتركة فإن كلا من الطرز الجينية الخمسة المختلفة فى الذكور والاناث يكون له شكل مظهرى فريد unique ، واذا كانت أعداد الذكور والاناث متساوية فى العشيرة ، فان التكرارات الجينية يمكن حسابها بسهولة من تكرارات الأطقم الجينية طبقا للمعادلة التى سبق ذكرها (p males + 2 p Females)/3 حيث P هو تكرار الأليل مشترك السيادة — مثلا A .

أما اذا كانت أعداد كل من الذكور والاناث غير متساوية فى العشيرة

فان تقدير p الآتى يمكن استعمالـه :

$$p = \frac{2n_{AA} + n_{Aa} + n_{A(Y)}}{2N_f + N_m}$$

حيث N_f = عدد الاناث الكلى فى العشيرة

N_m = عدد الذكور الكلى فى العشيرة

n_{AA} = عدد الاناث ذوات التركيب الجينى AA

n_{Aa} = عدد الاناث ذوات التركيب الجينى Aa

$n_{A(Y)}$ = عدد الذكور ذوى التركيب الجينى A

ولتقرير ما إذا كانت العشيرة فى حالة اتزان أم لا يجرى إختباران كما ذكرنا سابقا ٠ الاول لمعرفة ما إذا كان تكرار p متماثلا فى كـل من الذكور والاناث باستعمال اختبار مربع كاى للتلازم Contingency chi-square test والثانى مقارنة تكرارات الطرز الجينية المشاهدة والمتوقعـة فى الاناث بعد اتمام الاختبار الاول ٠

مثال :

فى عينة من ٢٨١ فردا من القطط فى مدينة بوسطن بالولايات المتحدة وجد العالم Todd البيانات الموضحة فى الجدول التالى (جدول ٢ـ٥) ٠

جدول (٢ـ٥) : تكرارات الطرز الجينية ٥ أعداد الجينات واختبار مربع كاى للاستقلال بين عدد الجينات والجنس فى عينة من ٢٨١ فردا ٠

انظر جسم الجدول فى الصفحة التالية ٠

	عدد التراكيب الجينية			عدد الجينات	
	+/+	+/Y	y/y	+	y
إنـــاث	102	48	4	(a) 252	(c) 5 b
ذكـــور	99		28	(b) 99	(d) 28

$$\text{Contingency } (X^2) = \frac{\left[(ad-bc)-\frac{1}{2}N\right]^2 N}{(a+b)\ (a+c)\ (b+d)(c+d)}$$

$$= \frac{\left(\left[(252)\ (28)-(99)\ (56)\right]-\frac{1}{2}(435)\right)^2 (435)}{(2452+99)\ (252\ +56)(99+28)\ (56+28)}$$

$$=0.885$$

$$\text{freq.of } y = \frac{2(4)+48\ +\ 28}{2(154)\ +\ 127} = \frac{84}{435} = 0.193$$

والآن يمكننا احلال هذه القيمة الأخيرة فى حساب قيم التوازن المتوقعة لتكرارات التراكيب الجينية فى الاناث وحساب مربع كاى كما هو موضح فـــى الجدول (٢ــ٦) .

جدول (٢ــ٦) : حساب مربع كاى لتكرارات التوازن بين التراكيب الجينية للاناث (تكرار y = ١٩٣و٠ و + =٨٠٧و٠) .

	التركيـــب الجيـــنى			المجموع
	++	+/y	y/y	
المشـــاهد	102	48	4	154
المتوقـــع	(154)(0.807)^2 = 100	2(0.193)(0.807)=48	(0.193)^2 =6	154

$X_1^2 = 0.70$

من قيمة مربع كاى وهى (0.70) وعند درجة حرية واحدة يكون الفرق غير جوهرى مما يدل على أنّ العشيرة متزنة وراثيا ٠

التكرار الجينى فى حالة السيادة التامة للجينات المرتبطة بالجنس :

عند ما يكون أحد أليلى الجين المرتبط بالجنس سائدا سيادة تامة على أليله المتنحى ، ففى هذه الحالة نجد أنّ فئتين من الفئات الوراثية للاناث لا يمكن تمييزهما من بعض مظهريا ٠ وفى هذه الحالة يمكن استعمال تقديرات التكرار الجينى فى الذكور لحساب التكرارات المتوقعة للتراكيب الوراثية للاناث ٠ ففى المثال السابق (أنظر الجدول) لو فرضنا أن الأليل (+) سائد تماما ،فإنّ المظهر السلحفائى لا يمكن تمييزه مظهريا ٠ وتكرار الأليل Y والذى تم حسابه من البيانات هو $\frac{٢٨}{١٢٧}$ = ٢٢٠ر٠ وتكرار الأليل (+) = ١ ــ ٢٢٠ر٠ = ٧٨٠ر٠

وبناء على ذلك نجد تكرارات التراكيب الوراثية فى الاناث هو :

+/+	+/Y	Y/Y
$(0.780)^2$	$2(0.780)(0.220)$	$(0.220)^2$

ولما كان يفترض أن الطرازين الجينيين +/+ ‏+/Y متماثلان مظهريا ، فان التكرارات المظهرية للاناث تكون بالتقريب هى :

غامق — أصفر

$1-(0.220)^2$ (+) and $(0.220)^2$ (Y)

غامق — أصفر

أو حوالى : ١٤٧ (+) و ٧ (Y) وبمقارنة هذه القيم المتوقعة بالقيم المشاهدة (وهى ١٥٠(+) و ٤(Y)) ، نجد أن قيمة

مربع كاى حوال ٠٫٩٤ عند درجة حرية واحدة وهذه غير جوهرية مما يؤكد أنّ العشيرة فى حالة اتزان وراثى ٠

ملحوظة هامة :

لاحظ أنّ العلاقة بين تكرار الشكل المظهرى المتنحى المرتبط بالجنس فى الذكور والاناث هى : q^2 ♀ ; q ♂ أو q ♀ : 1 ♂ فعندما تكون قيمة $q = 0.1$ ، فان تكرار الذكور المتنحية يكون ١٠ أمثال تكرار الاناث المتنحية الأصيلة ٠ ومن ثم كلما كانت قيمة q أصغر كلما كان تكرار المظهر المتنحى بين الذكور أعلى نسبيا ٠ فعلى سبيل المثال ، صفة النزف الدموى (الهيموفيليا Hemophilia) وهى صفة مرتبطة بالجنس تكرارها بين الذكور الآدمية حوالى ١ فى كل ١٠٠٠٠ ، وعلى العكس من ذلك ، فاننا نتوقع تكرارها فى الاناث يكون $(0.0001)^2$ ، أى حوالى سيدة واحدة بين كل مائة مليون سيدة تكون نازفة hemophilic ، وهذا التوقع يتفق بدرجة كبيرة مع الحالات النادرة جدا للنزف الدموى التى لوحظت بين بنات حواء ٠

الاختبار الاحصائى للتوازن الوراثى لموقع جينى :

Testing a locus for equilibrium:

فى الحالات التى تدخل فيها السيادة التامة ، فإنّ فئة الخليط تكون غير مميزة مظهريا من الفئة السائدة الأصيلة ٠ ومن ثم توجد طريقة لاختبار القيم المتوقعة بناء على قانون هاردى ـ فاينبرج بالنسبة للقيم المشاهدة من البيانات ـ ما لم تحلل الفئات المظهرية السائدة بطرق وراثية

ـ كمشاهدة نسل التلقيح الاختبارى • فقط فى حالات السيادة المشتركة يمكن مقارنة القيم المشاهدة مع القيم المتوقعة طبقا لقانون مربع كاى التقليدى

درجات الحرية :

إن عدد المتغيرات Variables فى اختبارات مربع كاى لتوازن هاردى ـ فاينبرج ، ليست ببساطة هى عدد الفئات المظهرية مطروحا منها واحـــدا (كما هو الحال فى اختبارات مربع كاى فى الوراثة المندلية التقليدية) •

أما فى حالة قانون هاردى ـ فاينبرج ،فان عدد المتغيرات المشاهدة observed variables (عدد الفئات المظهرية = K) يتحدد باختبار مدى توافقها مع نسبة تكرارات هاردى ـ فاينبرج المتوقعة والمتكونـــــة بواسطة متغيرات إضافية (عدد الأليلات أو عدد التكرارات الأليلية وهى = r)

ففى هذه الحالة يوجد لدينا :

(K-1) درجات حرية لعدد الفئات المظهرية

(r-1) درجات حرية لتكرارات الأليلات ،أى أن :

عدد درجات الحرية المشترك هو :

$$Df = (k - 1) - (r - 1) = k - r$$

وفى معظم حالات اختبارات مربع كاى للتوازن equilibrium حتى فى حالات الأليلات المتعددة ،فإن عدد درجات الحرية يكون مساوياً لعدد الفئات المظهرية مطروحا منها عدد الأليلات•

درجات الحرية = عدد الفئات المظهرية ـ عدد الاليلات

الباب الثالث

قوى التطور ودورها في تغيير الاتزان الوراثي في العشائر

مقدمة :

التطوّر evolution هو العملية التى بمقتضاها تتغيّر الكائنات الحية من نوع إلى آخر . ومعظم هذه التغيرات تتم تدريجيا خلال العصور الجيولوجية ذات الأزمان السحيقة . وكما أوضحنا عند مناقشة قانون هاردى - فاينبرج للتوازن الجينى . فإنّ العشيرة تبقى فى حالة توزان equilibrium دون تغير إذا توفرت لهذه العشيرة الشروط الخاصة بهذا القانون . ويعرف عوامل عديدة لها القدرة على تغيير البنيان الوراثى للعشيرة . وهذه العوامل تُسبّب الاخلال بشروط قانون هاردى - فاينبرج . وتشمل :

١ - الهجرة Migration

٢ - الطفرة Mutation

٣ - الانتخاب Selection

٤ - الانجراف (التباعد) الوراثى العشوائى Random genetic drift

وتحدث العوامل الثلاثة الأولى باستمرار . وهى تميل إلى تغيير التكرار الجينى بطريقة يمكن التنبؤ بها سواء من الناحية الكمية أو الاتجاه Amount & Direction ، أما العامل الرابع (وهو الانجراف الوراثى) فهو عملية عشوائية Dispersive process ويمكن التنبؤ بها فى الكمّ amount وليس فى الاتجاه Direction . وفى الفصول التالية سوف نتناول تأثير كل من هذه العوامل بطريقة رياضية مبسطة . أما استخراج المعادلات المعقدة فسوف نتركه للدراسات المتقدمة فى علم وراثة العشائر .

الهجـــرة : Migeration

تفترض شروط الاتزان الوراثى أنّ العشيرة مغلقة ، بمعنى أنها ليست عُرضَـــة لتأثيرات خارجية بواسطة الهجرة . ويمكن للتكرارات الجينية Gene frequencies أن تتغيّر عند ما تتعرّض العشيرة لأفراد مهاجرة من عشيرة أخرى . ويتوقف التغير فى التكرار الجينى Δq الناتج من الهجرة على نسبة الأفراد المهاجرة (i) فى كل جيـــل، ويمكن التعبير عن الفرق فى التكرارات الجينية بين أفراد العشيرة الأصلية والأفراد المهاجرين $(q_n - q_i)$ بالمعادلة التاليـــــة :

$$\Delta q = i\ (q_n - q_i)$$

ولكى تختلف عشيرتان وراثيا على أُسس تطوّرية ـ والتى بدورها تؤدى إلى التنّوع Speciation (تكوين أنواع جديدة) ، فإنهما أولا ـ لابد وأن تصبحا منعزلتين عن بعضهما جغرافيا . وإذا فرضنا أنّ نوعا ما Species قد انفصل إلى اثنين أو أكثر من العشائر المنعزلة (demes) جغرافيا ، فإنّ كلا من العشائر المستقلة سوف تتبع طرقا تطورية مختلفة للأسباب التاليـــــة :

أ ــ ظهور طفرات مختلفة فى المجموعات المنفصلة من الكائنـــات الحيـــة .

ب ــ الطفرات والتوافيق الجينية gene combinations التى تظهر في العشـــائر المنفصلة سوف يكون لها قدرات تواؤمية Adaptive values مختلفة فى البيئـــات الجديـــدة .

جـ ــ الكائنات التى تستوطن منطقة جغرافية معينة ، وتُكوِّن عشيرة منعزلـــة isolated population قد لا تكون ممثلة للمجموعة التى انشقت عنهـــا ، ومن ثمّ توجد تكرارات جينية مختلفة منذ البداية (الأساس Founder Principle).

د ــ حجم العشيرة الجديدة قد يكون صغيرا خلال فترات معينة ، ومن ثم قد تتكون "اختناقات وراثية" تنشأ منها كل الكائنات التى سوف تتكون بعد ذلـــك .

ويترتب على ذلك أنّ التكرارات الجينية سوف تذبذب فى اتجاهات غير متوقعة خلال فترات العشائر صغيرة الحجم (الانجراف الوراثى Genetic drift) .

وعند ما تَباعد الهجرة Migration بين عشيرتين فى مناطق جغرافية مختلفـــة .

فإنّ مستودعيهما الجينيين their gene pools سوف يصبحان الكهانين المنعزليـــــن الضروريين لتجمع الاختلافات الوراثية . واذا أمكن للمستودعين الجينيين المشتقين أصلا من عشيرة واحدة أن يبقيا منعزلين لفترة كافية من الزمن ، فإنّ هذه الاختلافـــات الوراثية سوف تتّسع وتصبح أكبر ، مما يترتب عليه أنّ أفراد إحدى العشيرتين تصبح غير قادرة على التزاوج ــ أو على الأقل غير قادرة على تكوين نسل حي أو خصب ــ مـــع أفراد العشيرة الأخرى حتى لو بقيـــت هذه الافراد غير منعزلة عن بعضها . وهنا فان العشيرتين تصبحان منعزلتين تناسليا reproductively isolated عن بعضهما . وبناء على ذلك يمكن أن يُطْلق عليهما أنهما نوعان بيولوجيان مختلـفان . ويمكـــن أن يحدث تطور كبير (إختلاف وراثي واسع) فى عشيرة ما بدون تقسيم العشيرة إلى أنواع مختلفة . وعملية نشأة الانْواع (التنوّع Speciation) ــ كمجال من مجـــالات التطور ــ تقع خارج نطاق الاسُس المأخوذة فى الاعتبار ضمن هـــذا الموضـــــوع .

الطفرة :Mutation

الطفرة فى حد ذاتها هى أحد العناصر الرئيسية فى التطور البيولوجى . فإذا تعرّض نوع Species ما لبيئات مختلفة خلال فترات زمنية طويلة ، فإنّ مقدرته على البقاء تصبح مُعتمِدّة على مخزونة من التباين الوراثي لتكوين تراكيب وراثية جديدة بمجالات جديدة من التحمل tolerence تجعل بعض أفراد . العشيرة قابلا للحياة وتكاثر نوعهـــــا . و الميكانيكيات الجنسية Sexual mechanisms يمكنها إنتاج كمية كبيرة ــ لكـــن محدودة ــ من التوافيق الوراثية Genetic combinations . وحتى أحسن التراكيـــب الوراثية المتوائمة تحت الظروف الحالية قد لا تكون قادرة على الحياة فى وقت ما فى المستقبـــل تحت ظروف بيئية مختلفة . وما لم تنشأ أو تُسْتَجْلَب مواد وراثية جديدة إلى المستودع الجينى بواسطة الطفرة ، فإن عملية التطور سوف تُحَدّد فقط بالتراكيب الوراثية القادرة علـــى البقاء تحت الظروف البيئية غير المناسبة والموجودة فعلا فى العشيرة ، وتحدث الطفرات التلقائية Spontaneous mutations باستمرار بغض النظر عن الاحتياج المباشر لها . ومعظم الطفرات إما أنها عديمة القيمة أو أنها ذات تأثير ضار تحت الظروف البيئيـــة

السائدة . وتميل الطفرات الضارة لأنْ تُستبعد من العشيرة أو تُستبقى بتكرار منخفض بواسطة الانتخاب الطبيعى . ومن آن لآخر ، وعند ما تحدث طفرة ذات فائدة ، فإن القوى الانتخابية selective forces تعمل على زيادة تكرارها فى العشيرة على حساب أليلاتها الأقل فائدة . ومن ثمّ ، يمكن اعتبار الطفرات بأنها المواد الخام وأنّ الانتخاب الطبيعى بأنه القوة الدافعة لعملية التطور .

ومعظم المواقع الجينية لها مُعدّل طفور Mutation rate يتراوح ما بين 10^{-5} الى 10^{-6} ، أى طفرة واحدة فى الـ ١٠٠٠٠٠ إلى طفرة واحدة فى المليون . ومن ثمّ ، فالضغط الطفرى Mutation pressure فى حد ذاته ليس عادة عاملا أساسيا ذا أهمية فى تغيير التكرار الجينى . وفى الحقيقة ، فإنّ وجود ميزة إنتخابية Selective advantage ضئيلة ، أو انعدام الميزة الانتخابية لأليل معين لايمكنه أن يؤثر كلية على تغيير التكرار الجينى الناتج من الضغط الطفرى . وبالرغم من ذلك لو كان الضغط الوحيد الذى يعمل على موقع جينى معين هو الطفرة فقط ، ولو أعطى الوقت الكافى ، فإنّ التكرارات الجينية سوف تتغيّر تدريجيا ثم يقف هذا التغير عند ما تصل هذه التكرارات إلى حالة الاتزان، معتمدة فى ذلك على مُعدّلات الطفور الأمامية Foreward mutations ومُعدّلات الطفور العكسية Back mutations .

وكل جين له معدل طفور Mut. rate خاص فى العشيرة . وعادة لا تتكافأ معدلات الطفور الأمامية و العكسية لنفس الجين . فلو فرضنا أنّ التكرار الأولى للأليل A_1 هو p_o وأنّ التكرار الأولى للأليل A_2 هو q_o ، وأن مُعدّل طفور الأليل A_1 إلى A_2 هو $\underline{u}$ ، وأن معدل الطفور العكسى لـ A_2 الى A_1 هو $\underline{v}$ (وهذا أقل بكثير جدا من الطفور الأمامى) . فإنّ التغيّر فى تكرار الأليل A_2 وهو ما يرمز بـ (Δq) ـ فى خلال جيل واحد نتيجة للضغوط الطفرية المتفارقة يكون كما يتضح من المعادلة التالية :

$$\Delta q = up_o - vq_o$$

وبعد ذلك فإنّ عدم التوازن الأولى initial disequilibrium فى التكرارات الجينية يتضاءل ثم يختفى باستمرار فى الأجيال المتعاقبة حتى أنه عند التوازن تصبح $\Delta q = 0$

و $up = vq$ ومن ثم تكون التكرارات الأليليـــة هــى :

$$\hat{q} = \frac{u}{u + v} \quad \text{and} \quad \hat{p} = \frac{v}{u + v}$$

وعند ما تتساوى قيم كلٍّ من u و v أى معدلات الطفور فى الاتجاهين $u = v$
فإنّ التوازن فى التكرارت الجينية المتوقعة $\hat{p}$ و $\hat{q}$ سوف يكون متساويا . أما عند ما تختلف مُعَدّلات الطفور ، فإنّ تكرارات التوازن equilibrium frequencies سوف تختلف أيضا ـ فعلى سبيل المثال لو أن $u = 0.00005$ و $v = 0.00003$

فإنّ تكرار التوازن المتوقع $\hat{q}$ هو : $\hat{q} = \frac{u}{u + v} = 5/8 = 0.625$

ولـ $\hat{p}$ هو : $\hat{p} = \frac{v}{u + v} = 3/8 = 0.375$

ويتضح من ذلك أنّ مُعَدّلات تكرارات التوازن التى يمكن الوصول إليها بواسطة الطفرة عادة ما تكون بطيئة.وهذه يمكن حسابها من خلال القيمة (Δq)

الانتخاب Selection :

وضع تشارلس داروين C. Darwin أُسس التطور البيولوجى الحديث فى كتابه " نشأة الانواع بواسطة الانتخاب الطبيعى " الذى نُشِر عام ١٨٥٩ . فقد لاحظ داروين أنّ الكائنات الحية لها قُدْرَة تناسلية تفوق بكثير أعداد النسل المتكوّن لها فى عشيرة ما،وعلاوة على ذلك ،فإنّ حجم معظم العشائر يميل لأن يبقى ثابتا نسبيا من جيل إلى جيل.فعلى سبيل المثال ،تضع أنثى سمك القُد Cod fish ملايين البيض ، لكن لم يلاحظ تزايد فى حجم العشيرة الطبيعية فى الاجيال المتعاقبة" حيث التنافس على الضروريات الأساسية للحياة ،مثل الغذاء والحماية والمكان ... إلخ يُحدِّد عدد الأفراد التى يمكنها أن تقطن نفس المكان (أى تمارس نفس نمط الحياة) . وبناء على ذلك عَزَى داروين الفرق بين القدرة التناسلية والحجم الحقيقى للعشيرة إلى قوة الانتخاب الطبيعى Natur. selection حيث تعيش الافراد الاكثر قوة والاكثر مواءمة لكى تُكاثِر نوعها . ويمكن تعريف الانتخاب ـ باختصار ـ على أنه "التكاثر التفاضلى اللاعشوائى للتراكيب الوراثية differential reproduction . إنّ القوانين التى تحكم التوارث لم تكن معروفة عند ما وضع داروين كتابه . لكن باستكشاف علم الوراثة الحديث ،فان نظرية التطور قد تطوت الى علم ،وأصبحت الآن قادرة على أن توضِّح كثيرا من أسسها فى مضمون رياضى .

ان أحد ضوابط قانون هاردى —فاينبرج — يفترض غياب الانتخاب داخل العشيرة •

وسوف تتغير التكرارات الجينية لو أن أحد التراكيب الوراثية أعطى نسلا أعلى فى المتوسط عن تركيب آخر • وتقاس القيمة التواؤمية " Adaptive value " أو القدرة على البقاء " Fitness لتركيب وراثى ما بإسهامه النسبى من النسل الذى يتكون فى الجيل

التالى • ويحدث الانتخاب عندما يكون أحد التراكيب الوراثية أكثر تواؤما (more adaptive) أو أكثر قدرة على البقاء more fit عن التركيب الآخر •

إنّ عمق الانتخاب Intensity of selection يُعَبَّر عنه بالمصطلح "معامل الانتخاب Coefficient of selection (ويرمز له بالرمز s) — ويُعَرّف بأنه التناقص النسبى فى تكوين الجاميطات لتركيب وراثى معين بالمقارنة بتركيب وراثى آخر (عادة الاكثر قدرة على البقاء The more fit) •

مثال (١) : دعنا نأخذ فى الاعتبار ثلاث حالات تكون فيها القدرة على البقاء Fitness مختلفة بين التراكيب الوراثية —لموقع وراثى له أليلان هما: A_1 A_2 :

الحالة الاولى : سيادة تامة بالنسبة للبقاء (المواءمة Fitness)

التركيب الجينى	المواءمة Fitness
$A_1 A_1$	1
$A_1 A_2$	1
$A_2 A_2$	1 -s

فعندما تكون المواءمة Fitness لاكثر الطرز قوة هى 1 • عندئذ تكون الطرز غير المرغوبة والتى يعمل الانتخاب ضدها بقوة قدرها (s) لها متوسط مواءمة fitness فى العشيرة قدره (1 -s) .

فلو كانت قيمة (s) تساوى ٢و. لكل ١٠٠ زيجوت ناتجة من التراكيب المرغوبة (وهى $A_1 A_2$ و $A_1 A_1$) فانّ التركيب الوراثى غير المرغوب ($A_2 A_2$) ينتج نسلا أقل بـ ٢٠٪ أو :

$$1 - s = 1 - 0.2 = 0.8 \text{ or } 80 \text{ zygotes}$$

الحالة الثانية : سيادة جزئية Partial dominance بالنسبة للمواءمة fitness

تحدث عند ما يكون التركيب الوراثى الخليط Heterozygote أقل مواءمة عن أحـــد التراكيب الأصيلة Homozygote ، لكنه أكثر مواءمة more fit عن التركيب الأصيل الاخـــر :

Fitness المواءمـــة	Genotype التركيـــب الجينى
1	$A_1\ A_1$
$1 - s_1$	$A_1\ A_2$
$1 - s_2$	$A_2\ A_2$

فلو كانت $s_1 = 0.05$ و $s_2 = 0.35$

عند ئذ — وفى المتوسط لكل ١٠٠ زيجوت تنتج بواسطة التركيب $A_1\ A_1$ ، نجد فقـــط ٩٥و ٦٥ زيجوتا سوف تنتج — على التوالى — بواسطة كل من A_1A_2 و $A_2\ A_2$ ، فاذا فرض أنّ التركيب الوراثى $A_2\ A_2$ مميت ، عند ئذ تكون $s_2 = 1$ وتكون المواءمة = صفـــرا .

الحالة الثالثة : فى حالة السيادة الفائقة Overdominance وهى عند ما تعطى الافراد الهجينة نسلا أكثر بالنسبة للأبوين الأصيلين فتكون المواءمة fitness كالاتـــى :

Genotype التر كيب الوراثى	Fitness المواءمة
$A_1\ A_1$	$1 - s_1$
$A_1\ A_2$	1
$A_2\ A_2$	$1 - s_2$

وعند ما تكون الافراد الهجينة متفوقة على فئتى الأفراد الأصيلة من ناحية المواءمـــة ، فان كلا الأليلين يميلان للبقاء فى العشيرة ، ويترتب على ذلك تواجد كلا الفئتيـــــن الأصيلتين فى العشيرة . وعند ما يتواجد مظهران أو أكثر فى العشيرة (ويتوقف ذلك على عدد الأليلات للموقع الوراثى وظروف السيـــادة بينها) بتكرارات عالية نسبيـــا

فتسمى هذه الحالة بـ " تعدد المظاهر "Polymorphism وأحد تفسيرات ظاهرةتعدد المظاهر في العشيرة هى السيادة الفائقة وعلاقتها بالموائمة fitness (وهى ما يسمى بتعدد المظاهرة المتوازن Balanced polymorphism) •

ملحوظة : يجب عدم الخلط بين كل من " طول العمر Longevity وقوة النمو vigor" وبين القيمة التواؤمية Adaptive value or fitness — فمثلا تركيب وراثى قد يكون له متوسط عمر ١٠٠ سنة أو أكثر ويكون له مظهر قوى وما لم يكن له القدرة على انتاج بعض النسل — فإنّ موائمته فى العرف التطورى قد تكون صفرا • والتغيرات المظهرية التى تحدث فى فرد ما أثناء حياته لا علاقة لها بعمليات التطور • والتطور يعمل فقط بين الأجيال المتعاقبة فى عشيرة من الكائنات الحية •

ان سرعة تغير التكرارات الجينية فى وقت ما تعتمد على قيمة العمق الانتخابى intensity of selection (s) للتكرار الجينى وعلى حالات السيادة وعلاقتها بالموائمة •

(١) الانتخاب ضد الجينات المميتة المتنحيـــة :

Selection Against a Recessive Lethal

التركيب الوراثى الذى لايسمح للكائن بالحياة حتى طور البلوغ ، أو الذى يجعل الكائن عقيما ، له درجة موائمة fitness = صفرا ، والانتخاب ضده يكون تاما (s = 1) • وفى كل جيل ، فإنّ الانتخاب سوف يستبعد كل التراكيب الوراثية المميته المتنحية • والجين المتنحى سوف يبقى فقط داخل العشيرة فى الأفراد السائدة الخليطة • فلو فرضنا أن (q) هى تكرار الاليل المتنحى للجين ، عندئذ فان الانتخاب سيكون موثرا جدا فى تغيير التكرار بالنسبة للأليل المميت عندما يكون تكرار (q) عاليا نسبيا فى العشيرة — وذلك لأنّ نسبة عالية من $(q)^2$ فى العشيرة سوف تكون مظهريا متنحية وغير قابلة للحياة inviable • وكلما أصبحت (q) أصغر فإنّ نسبة كبيرة من الأليل المتنحى سوف تختفى فى التراكيب الخليطة وتهرب من الانتخاب. ويترتب على ذلك أنّ التغير فى التكرار الجينى — من جيل لآخر (Δq) يكون أصغر

باضطراد ، كما يتضح من المعادلة التاليـــة :

$$\Delta q = -\frac{q^2}{1 + q}$$

معـــادلة رقـــم (١) ....

ويمكن حساب عدد الاجيال (n) اللازمة لتغيير التكرار بالنسبة للأليل المميت من تكراره الاولى initial frequency (q_o) إلى أيّ تكرار مرغوب (q_n) طبقــا للمعادلة التاليـــة :

$$n = \frac{1}{q_n} - \frac{1}{q_o}$$

معـــادلة رقـــم (٢) ....

ملحوظة : جميع المعادلات التى تتنبأ بعدد الاجيال (n) اللازمة للوصـــول إلى تغيّر ما فى التكرار الجينى تفترض أنْ تبقى ظروف البيئة ثابتة خلال الفترة اللازمة للتغير — ومن ثمّ يكون معامل الانتخاب ثابتا أيضا . وهذا الافتراض لا يمكن تطبيقه لفترات طويلة من الزمن اللازم للتطور حيث أن البيئة تتغير باستمرار — (أحيانا بسرعة وأحيانا أخرى ببطء) . فمثلا تركيب وراثى ما قد يكون عديم الميزة الانتخابيـــة Selective disadvantage فى أحد البيئات ، لكنه يكون ذا مواءمة جيدة فى بيئة أخرى جديدة . ويترتب على ذلك ، أنّ التكرارات الجينية قد تتذبذب fluctuate لأعلى ولأسفل كلما غيرت البيئة درجات المواءمة fitness values للتراكيب الوراثية المختلفة فى العشيرة .

(٢) الانتخاب الجزئى ضد المتنحى : Partial selection against recessive

لو كانت مواءمة fitness التركيبين الوراثيين السائدين (AA , Aa) هى 1 ، عندئذ فان مواءمة التركيب الوراثى المتنحى هى (1 -s) ويكون التغير فى تكرار الأليـــل المتنحى لكل جيل (هو Δq) صغيرا عندما تكون قيمة (q) نفسها إما عاليـــة جدا أو صغيرة جدا . وأعلى قيمة لـ Δq يمكن الحصول عليها عندما تكون قيمة q متوسطة . ويمكن حساب التغير فى التكرار الجينى Δq من المعادلـــة التاليـــة :

$$\Delta q = \frac{-sq^2 (1 - q)}{1 - sq^2}$$

معادلة رقم (٣) ....

مثال : عندما تكون $s = 0.2$ و $q = 0.9$

نجد أنّ التغير فى التكرار الجينى يكون : $\Delta q = \frac{-0.2\ (0.9)^2\ (1-0.9)}{1-(0.2)\ (0.9)^2} = -0.01933$

وبالمثل ، وباستعمال نفس معامل الانتخاب السابق (s=0.2) وعندما تكون قيمة q (= 0.5) ، نجد أنّ $\Delta q = 0.02631$ ، وعندما تكون : $(q = 0.1)$

نجد أن $(\Delta q = -0.001803)$

وعندما يكون معامل الانتخاب (s) ضد المتنحى صغيرا ، فإنّ التغير فى التكرار الجينى سوف يكون بطيئا جدا حيث أن القيمة (sq^2) فى مقام المعادلة رقم (٣) السابقة تصبح صغيرة بالمقارنة بالقيمة واحد لدرجة أنه من الناحية العملية يمكن اعتبار قيمة المقام واحد صحيح. وتحت هذه الظروف فإنّ عدد الاجيال اللازمة (n) لتغيير التكرار الجينى الأولى (q_0) لأى تكرار مرغوب (q_n) يمكن تقديرة بالمعادلة التالية :

$$n = \frac{(q_0-q_n)\ q_0 q_n + \log_e \{q_0\ (1-q_n)/[q_n(1-q_0)]\}}{s}$$ (معادلة ٤ ...).

(معادلة ٤) =

حيث لوغاريتم e = $\log_e = 2.71828$

(٣) الانتخاب فى غياب السيادة : Selection in the absence of dominance

نفترض حالة تكون فيها موائمة الخليط fitness of heterozygote تقع فى المنتصف تماما بين التركيبين الأصيلين ، كما يتضح من الاتى :

التراكيب الوراثية	Genotypes :	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2
الموائمة	Fitness :	1	$1-\frac{1}{2}s$	$1-s$

ويمكن حساب التغير فى التكرار الجينى فى هذه الحالة من المعادلة التالية :

$$\Delta q = \frac{-\frac{1}{2}\ qs\ (1-q)}{1-sq}$$ معادلة رقم (٥) ...

إنّ الانتخاب ضد الزيجوتات عديمة السيادة معادل للانتخاب المباشر ضد

الجاميطات • وعند عمق انتخابى ثابت فان القيمة Δq تتغير بسرعة أكبر عند الانتخاب الجاميطى عما عند الانتخاب الزيجوتى •

وتحت ظروف الانتخاب فى غياب السيادة • نجد أن عدد الاجيال (n) اللازمة للتأثير فى تغير التكرار الجينى الاولى (q_o) لأى تكرار مرغوب (q_n) يكون طبقا للمعادلة التالية :

$$n = \frac{\log_e \{ q_o (1-q_n) / [q_n (1-q_o)] \}}{s}$$

معادلة (٦) ....

e = base of Napierian or natural logarithm = 2.71828

(٤) الانتخاب فى صالح التراكيب الخليطة : Selection favouring Heterozygotes

تميل التكرارات الجينية الى الوصول الى توازن ثابت Stable equilibrium عند ما يكون التركيب الخليط متفوقا فى المواءمة superior in fitness على كل من التركيبين الاصليين •

فاذا فرضنا أن مواءمة A_1A_1 هى $A_1A_1 = 1 - s_1$

ومواءمة A_1A_2 هى $A_1A_2 = 1$

ومواءمة A_2A_2 هى $A_2A_2 = 1 - s_2$

من ذلك نجد أن التغير فى التكرار الجينى للجيل الواحد هو :

$$\Delta q = \frac{pq(s_1 p - s_2 q)}{1 - s_1 p^2 - s_2 q^2}$$

معادلة رقم (٧) ....

وتكون قيم التوازن Equilibrium values للأليل A_1 (p) وللأليل A_2 (q) مستقلة عن التكرار الجينى الاولى — وتُحدَّد هذه القيم كلية بواسطة معاملات الانتخاب ضد التراكيب الاصيلة • كما يتضح من المعادلات التالية :

$$\hat{p} = \frac{S_2}{S_1 + S_2} \quad \text{and} \quad \hat{q} = \frac{S_1}{S_1 + S_2}$$ معادلة رقم (٨) ...

الانجراف الوراثـــى : Genetic Drift

إنّ أحد الضوابط الهامة لصحة قانون التوازن الجينى هو فتراض كبر حجم العشيرة (فى الحقيقة عدد لانهائى) . ومن ثمّ فالعملية التشتتية العشوائية للانجـــراف الوراثى تصبح ذات أهمية فى تغيير التكرار الجينى فقط فى العشائر الصغيرة .كما أنّ التربية الداخلية لا يمكن تجنبها فى العشائر الصغيرة . وكما هو معروف فـــانّ التربية الداخلية تقلّل من حالة الخلط الوراثى heterozygosity وتزيد من نسبة التأصـــل الوراثى homozygosity فى العشيرة . ومن ثم يمكن القول بأن الانجراف الوراثى يمكنـه أن يغير التكرارات الجينية جوهريا من خلال التربية الداخلية.وكما هو معروف مـــن تحليلات مربع كاى ، فانّ الانحرافات الكبيرة عن القيم المتوقعة تظهر عادة فى العينـات الصغيرة . وكلما زاد حجم العينة sample كلما قل الانحراف عن القيم المتوقعـــة . والانجراف الوراثى يمكن اعتباره — أيضا — كنتيجة مباشرة — لأخذ العينات الجاميطية من مستودع جينى gene pool صغير . والتكرارات الجينية فى العشائر الصغيـــرة تتذبذب عشوائيا fluctuate randomly من جيل إلى جيل ، ما لم تعترضها احـــد العمليات التى تؤدى للتوازن .

مثال : بافتراض عشيرة صغيرة حجمها ١٠ أفراد ، كانت فى البداية كلها خليطـة التركيب الوراثى ($A_1 \; A_2$) ، فان سحب عينات الجاميطات من هذا المستودع الجينى الصغير يمكنه أن يسبب التغييرات العشوائية فى التكرارات الجينية الموضحة فى الجدول التالـــــى :

Generation	No. of genotypes			Gene frequencies	
	$A_1 A_1$	$A_1 A_2$	A_2A_2	$p = A_1$	$q = A_2$
0	0	10	0	0.50	0.50
1	4	5	1	0.65	0.35
2	7	3	0	0.85	0.15
3	7	2	1	0.80	0.20

وأحيانا قد تنحرف التكرارات الجينية بعيدا لدرجة أن يفقد أحد الأليلات من العشيرة (يصبح تكراره = صفرا) وبالتالى يصبح الأليل الآخر ثابتا فى العشيرة (تكراره = 1) .

مثال : بفرض وجود عشيرة صغيرة جدا مكونه من ٤ أفراد ثنائية Diploid . ٣ منهم تركيبهم A_1A_1 وواحد تركيبه $A_1 A_2$. وهنا نجد ثمانية أليلات ممثلة بهؤلاء الافراد الاربعة . ويكون تكرار الأليل A_2 فى هذه العشيرة (q) هو 1/8 أى 0.125. فلو فرضنا أن التركيب الوراثى الخليط the heterozygote لا يتكاثر ، عندئذ نجد أن الأليل A_2 يصبح مفقودا فى العشيرة ، أى أنّ (q =0) ومن ثم يثبت الأليل A_1 فى العشيرة وتصبح (P = 1) .

الحجم التربوى للعشيرة : Breeding size of the population

إنّ الحجم التربوى Breeding size لعشيرة ما هو عدد الافراد التى تعطى جاميطات للجيل التالى . والحجم التربوى المؤثر the effective breeding size (N_e) يكون معادلا للحجم التربوى فى العشيرة النموذجية . ويشترط فى العشيرة النموذجية توفر الشروط التالية :

(١) أن يكون التزاوج عشوائيا داخل كل سلالة (أو تحت مجموعة من العشيرة) ويشمل ذلك الاخصاب الذاتي حيث يكون بكمية عشوائية .

(٢) كل جيل مميز ولا يتداخل مع جيل آخر.

(٣) عدد الأفراد المتزاوجة واحد في كل السلالات وفي كل الأجيال .

(٤) عوامل التطور تكون غائبة ـ فلا هجرة ولا طفرة ولا انتخاب.

والحجم التربوي المؤثر (N_e) يشير الى حجم العشيرة النموذجية والتي يكون سلوكها الوراثي هو نفس سلوك العشيرة تحت الدراسة. وهذا التعريف يسمح بعمل مقارنات بين العشائر المختلفة في الحجم وفي النسبة الجنسية . فعندما يكون عدد الذكور (N_m) غير مساوٍ لعدد الاناث (N_f)، فان الحجم التربوي المؤثر (N_e) يمكن حسابه بالتقريب كالآتي :

$$N_e = \frac{4\ N_m\ N_f}{N_m + N_f}$$

معادلة رقم (١) ....

<u>مثال</u> : في عشيرة مكونه من ٤٠ ذكرا و ٢٨٠ أنثى ـ أحسب الحجم التربوي المؤثر لهذه العشيرة ؟

<u>الحل</u> : الحجم التربوي المؤثر هو :

$$N_e = \frac{4\ (40)\ (280)}{40 + 280} = 140$$

وبناء على ذلك عندما تكون أعداد الجنسين غير متساوية ، فإن الحجم التربوي المؤثر للعشيرة يكون دائما أصغر من حجم العشيرة ذاتها .

<u>ملحوظة هامة</u> : تتعرض معظم العشائر الطبيعية إلى تذبذبات كبيرة في الحجم قد تكون موسمية seasonal أو سنوية annual أو ربما لفترة أطول. ولتقدير حجم العشيرة المؤثر (N_e) خلال أي عدد من الاجيال (n) حيث الجيل الأول له حجم عشيرة مؤثر هو N_1 الى آخر جيل له حجم عشيرة مؤثر قدره (N_n) يمكن حسابه بالمعادلة التالية :

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{n}\left(\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} + \cdots + \frac{1}{N_n}\right)$$

معادلة رقم (٢) ...

حيث n = عـــدد الاجيـــال ٠

مثال : بفرض وجود ٤ أجيال لعشائر ذات حجم تربوى موءثر قدرها ١٠٠ ، ٨٠٠ ، ٢٠ و ٥٠٠٠ ـ احسب حجمها التربوى الموءثر ؟

طبقا للمعادلة السابقة نجد أن :

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{4}\left(\frac{1}{100} + \frac{1}{800} + \frac{1}{20} + \frac{1}{5000}\right)$$

$$= 0.25 \quad (0.01 + 0.00125 + 0.05 + 0.0002) = 0.25\ (0.06145)$$

$$= 0.0153625$$

فيكون مقلوب القيمة السابقة هـــو

$$\therefore N_e = 65$$

الاستنتاج :

مما سبق يلاحظ أنّ متوسط حجم العشيرة الموءثر يكون أقرب ما يكون الى أقل عـــدد من الافراد وليس لأعلى عدد خلال عدد من الاجيال ٠ ومن الواضح أن أعلى تاثير على التركيب الوراثى للعشيرة يكون فى الاجيال ذات العدد الأصغر فى حجم العشيـــرة ٠

حجم العشيرة الموءثر والتربية الداخلية :

يمكن حساب حجم العشيرة الموءثر تـــوريا لعشيرة مُرباَة داخليا Inbred population بالتقريب طبقا للمعادلة التاليــــة :

$$N_e = \frac{N}{1 + F}$$

حيث N = عدد أفراد السلالـــة line

F = معامل التربية الداخليـة Coefficient of inbreeding

ومعدل التربية الداخلية (ΔF) Rate of inbreeding هو زيادة قيمة فى جيل واحد منسوبا إلى نسبة المواقع الوراثية التى مازالت فى حالة خليطة يمكن التعبير عنه بالمعادلة التاليـــة :

$$\Delta F = \frac{1}{2N} = \frac{N_f + N_m}{8\ N_m\ N_f}$$

حيث N_f = عدد الاناث و N_m = عدد الذكـــور

مثال : عشيرة مكونة من ١٠ ذكور و ٥٠ أنثى فى كل جيل تتزاوج فيما بينها ٠ أحسب معدّل التربية الداخلية لكـــل جيل ٠

لكل جيل $\Delta F = \frac{50 + 10}{8(10)(50)} = \frac{60}{4000} = 0.015$ or $1\frac{1}{2}$ % معدل التربية الداخليـــة

ويفرض أنّ الذكور ٥ وعدد الاناث ٥ فى المثال السابق ـ أحسب معدل التربيـــة الداخلية فى هذه الحالة ٠

لكل جيل $\Delta F = \frac{5 + 5}{8(5)(5)} = \frac{10}{200} = 0.05$ Or 5%

ولما كان معامل التربية الداخلية inbreeding coefficient (F) يُعَبِّر عن التزايد النسبى فى التراكيب الوراثية الأصيلة homozygotes علـــى حساب التراكيب الخليطة heterozygotes ، فإنّه يمكن إجراء المقارنة لمعرفـــة التغيرات فى التكرارات الجينية داخل عشيرة ما نتيجة للتربيـــة الداخليـــة :

التغير نتيجة التربية الداخلية	التكرار الأصلى	التراكيب الوراثيـــة
$+ pq F$	p^2	A_1A_1
$- 2pq F$	$2pq$	A_1A_2
$+ pq F$	q^2	A_2A_2

الاستنتاج :

مما سبق نجد أنّ ـ أحد التأثيرات الرئيسية للانجراف الوراثى Genetic drift باعتباره كعملية تربية داخلية ـ هو التناقص فى نسبة الخلط الوراثى heterozygosity أو التزايد فى تكرار التراكيب الوراثية الأصيلة على مستوى كل المواقع الوراثية at all loci سوف ينتج فى سلالات مختلفة من العشيرة ٠ وبسبب الطبيعية العشوائية للانجـــراف الوراثى ، فإنّ سلالات مختلفة سوف تميل لأنْ تصبح أصيلة لتوافيق أليلية مختلفـــة ، ومن ثَمّ فإنّ تحت العشائر lines or subpopulations المنعزلة سوف تصبـــح مميزة وراثيا بعضها عن بعض ٠

الاثر المشترك للطفرة والانتخاب على التكرار الجيني :

عند ما تمارس كل من الطفرة والانتخاب ضغطا في نفس الاتجاه على التكرارات الجينية في العشيرة ، فإنّ التغير في التكرار الجيني سيكون أسرع من تأثير كل منهما على حده ، لكن لو أنّ كلا منهما عارض الآخر فإنّ تأثيرهما سيزيل كل منهما الآخر مما يترتب عليه بقاء توازن العشيرة ثابتا، وطبقا لدرجة السيادة نجد ٣ حالات:

(١) بالنسبة لجين متنحى كلية fully recessive بتكرار قدره (q) ومعدل طفرة له قدره (u) ومعامل انتخاب ضده قدره (s) ، نجد أنّ قيمة $\hat{q}$ المتوقعة يكون طبقا للمعادلة التالية :

$$\hat{q} = \sqrt{\frac{u}{s}}$$

(٢) بالنسبة لجين غائب السيادة (أو مشترك السيادة) يكون تقدير تكرار التوازن equilibrium frequency ($\hat{q}$) كالآتى :

$$\hat{q} = \frac{u}{s}$$

(٣) وعند ما يعمل الانتخاب ضد جين سائد تماما ، فإنّ تكرار التوازن eq.freq. للأليل المتنحى يقدر كالآتى :

$$\hat{q} = \frac{v}{s - sq}$$

حيث v هى معدل الطفور العكسى من المتنحى للسائد .

مثال : جين متنحى يظهر فى عشيرة بمعدل طفور قدره 10^{-5} ، فاذا كان معامل الانتخاب الذى يعمل ضده قدره (s=0.001)، أحسب تكرار التركيب الوراثى المتنحى لهذا الجين عند حالة الاتزان .

$$\therefore \hat{q} = \sqrt{\frac{u}{s}} \qquad \therefore \hat{q} = \sqrt{\frac{10^{-5}}{10^{-3}}} \qquad \therefore \hat{q} = \sqrt{10^{-2}} = 0.1$$

$$\therefore \hat{q}^2 = (0.1)^2 = 0.1 \text{ or } 1\%$$

وإذا فرض أنّ معامل الانتخاب s كان ٠٫١ ، أحسب تكرار $\hat{q}^2$

$$\therefore \hat{q} = \sqrt{\frac{10^{-5}}{10^{-1}}} = \sqrt{10^{-4}}, \therefore \hat{q} = 10^{-2} = 0.01$$

$$\therefore \hat{q}^2 = (0.01)(0.01) = 0.0001$$

أى ١ فى كل ١٠٠٠٠ .

أسئلة وتمارين :

(١) بفرض أنّ نسبة قدرها (i) من عشيرة كبيرة الحجم تشمل على مهاجرين جُدُد new immmigrants فى كل جيل ، وأنّ تكرار الأليل المتنحى (a) بين المهاجرين يُرمَز له بالرمز q_i وأنّ تكرار هذا الاليل بين أفراد العشيرة الأصلية هو q_n ، والمطلـوب هـو :

أ ـ اشتق معادلة يمكن بواسطتها التنبوء بتكرار الاليل (a) فى الجيل التالى (q_1) .

ب ـ اشتق معادلة أخرى لحساب قيمة التغير فى التكرار الجينى Δq والذى يحدث بين الأجيال نتيجة للضغط الهجرى .

الحل :

أ ـ لو فرضنا أنّ (i) هى نسبة المهاجرين من العشيرة ، فأننا نجد أن القيمة (1 - i) تمثل نسبة غير المهاجرين فى العشيرة . فبعد حدوث الهجرة نجد أنّ التكرار الجينى قد تغير من q_n إلى :

$$q_1 = iq_i + (1 - i)\ q_n$$
$$= iq_1 + q_n - iq_n$$
$$= i(q_i - q_n) + q_n$$

ب ـ إنّ التغير فى التكرار الجينى Δq الذى يحدث نتيجة لجيل واحد من الهجرة هو الفرق بين التكرارات قبل وبعد الهجرة : ومن ثم نجد أن

$$\Delta q = q_1 - q_n$$
$$= \left[i(q_i - q_n) + q_n \right] - q_n$$
$$= i(q_i - q_n)$$

ومن ثم نجد أنّ الدرجة التى يمكن للهجرة أنْ تغيّر التكرار الجينى فى عشيرة ما تعتمد على نسبة الافراد المهاجرين اليها (i) ـ وكذلك على الفرق فى التكرارات الجينية بين المهاجرين وبين الافراد الاصليين داخل العشيرة التى تمّت الهجرة إليها ، أى $(q_i - q_n)$.

الطفور المستحدث والطفور التلقائــــى : Induced & spontaneous mutations

منذ الاكتشاف العظيم الذى توصّل إليه عالم الوراثة موللر Müller (١٩٢٧) وهو أن الطفرات يمكن استحداثها صناعيا بمعدل أكبر باستخدام أشعة أكس X-rays ، أوضحت كثير من التجارب أنّ الاشعاعات ليست وحدها ذات هـذه الخاصية بل كذلك الأشعة فوق البنفسجية UV-light والأشعة دون الحمراء Infra-red وكذلك المعاملة الفجائية بالحرارة (الصدمات الحرارية) - وكذلك بعض المواد الكيميائية قد تؤثر بطريقة مباشرة أو غير مباشرة فى معـدلات الطفـور .

ولقد بيّن موللر (١٩٣٠) أنّ حوالى ١٪ من الطفور الذى يحدث فى العشائر الطبيعية يرجع إلى الاشعاع الموجود فى الطبيعة. وعموما فانّ النظرية المقبولة فـى الوقت الحاضر والأكثر احتمالا هى أنّ الطفور التلقائى - تحت الظروف الطبيعية لا يحدث عادة نتيجة عوامل خارجية ، بل عن عوامل داخلية سواء كانت ترجع إلى عـدم ثبات كيمائى أو فيزيائى للجين أو نتيجة لتفاعل مواد ينتجها الكائن تؤثر على الجينات غير الثابتة . وهناك أدلّة على وجود جينات تؤثر على معدل طفور جينات أخر كمـا هو الحال فى الـذرة والدروسوفلا وغيـرها .

الطفرة العكسيـة : Back mutation

أثبتت التجارب فى كلّ من البكتريا والدروسوفلا وغيرها من الكائنات الأخرى أنّ الطفرة قد تكون عكسية - ومعنى ذلك أنّ الطفور لا يحدث فى اتجاه معين، فقد يحدث من A ← a أو منه a ← A فى الاتجاه العكسى - إلاّ أنّ معدل الطفور فى الاتجاهيـن مختلف عادة . فحدوث الطفرة من السائد إلى المتنحى يكون عادة أكبر من المتنحـى إلى السـائد .

وتتوقف الخواص الوراثية للعشيرة على معدّل الطفور فى كلا الاتجاهين - وقد سبـق مناقشـة ذلك .

إلاّ أنـه بصورة عامة فانّ الطفرات ذات تأثيرات ضارة ومعظمها يقلّل من مواءمة أفراد

العشيــــرة ٠

تعييـــن الطفـــرات : Detection of Mutations

توصل العالم الوراثى موللر لطرق عدة لتعيين مُعدّل حدوث الطفرات وقياسهـــا فى حشرة الدروسوفلا ٠

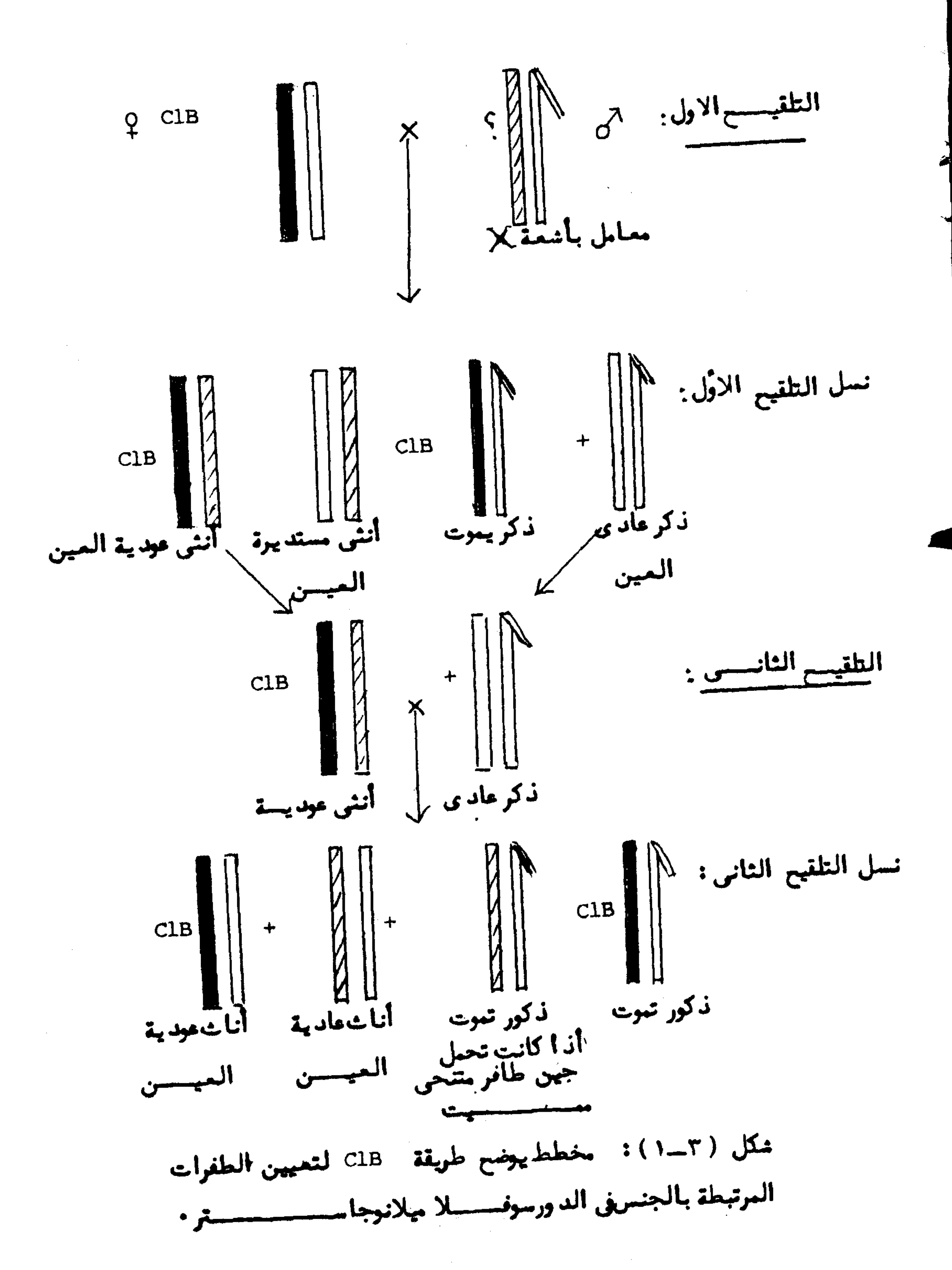
١ ـ تعيين الطفرات المستحدثة المرتبطة بالجنـــس :

سنكتفى بشرح الطريقة التقليدية المعروفة باسم طريقة ClB .كان أول دليل واضح ناجح عن استحداث الطفرات صناعيا هو الذى ذكره موللر عام ١٩٢٧ ، فقد أوضح أنه يمكن استحداث الطفرات بواسطة تعريض الحشرات لأشعة أكس، وكذلـــك تعيينها بواسطة بطريقة دقيقة وسهلة إذا كانت هذه الطفرات مرتبطة بالجنس فـى حشرة الدروسوفلا ٠ وقد أطلق على هذا التكتيك طريقة ClB وذلك لـوجـود ثـلاثة عـــوامل أساسيــــة :

C تمثل انقلابا كروموسوميا Chromosomal inversion كبيرا يشمل جزء كبيرا مـــن كروموسوم الجنس X ـ وهو يعمل كمانع للعبور الوراثى Crossover Suppressor ٠لذلك تنتقل الوحدات الجينية الموجودة على هذا الكروموسوم كوحـدة واحدة من جيـــل آخـــر ٠

l تمثل جينا مميتا متنحيا على كروموسوم الجنس الحامل للانقــــلاب ٠

B تمثل العين العودية Bar eye وهى طفرة سائدة محمولة أيضا فى كروموســوم الجنس الحامل للانقلاب ـ وتعمل كجين واسم Marker gene .وتتلخص هـــذه الطريقة فى استحداث إناث من السلالة ClB خليطة لكروموسوم الجنس ٠ فيكون فـى هذه الحشرة احد كروموسومى الجنس هو الكروموسوم الموسوم ClB وبذلـــك يمكن تمييز هذه الاناث مظهريا حيث تكون عودية العين ٠ وجميع الذكور الحاملـــة للكروموسوم ClB تموت حيث أنّ العامل المميت l لايقابله عامل آخر على كروموسوم Y فى الذكر ٠ فإذا حدث تلقيح بين ذكور عادية وإناث ClB فإنّ النسبة الجنسية للنسل الناتج تكون ١ ذكور : ٢ إناث ـ حيث أنّ نصف الذكور تموت لاحتوائها علـى



شكل (٣-١) : مخطط يوضح طريقة ClB لتعيين الطفرات المرتبطة بالجنس فى الدروسوفلا ميلانوجاستر .

الكروموسوم ClB بينما النصف الاخر (الذى يعيش) يكون مستدير العين.وتتخلص خطوات الاختبار فى النقط التاليــــة :

أ ــ تلقيح ذكور سبق تعريضها لأشعة أكس لإناث ClB فيكون النسل الناتج مكونــا من ٢ أناث : ١ ذكور عادية ، حيث أنّ نصف الذكور يموت ٠ وتكون الاناث مــن نوعين: نــوع ClB ونــوع عــادى ٠

ب ــ تلقح الذكور العادية مع الاناث ClB الناتجة فى النسل السابق.والذكور فى هـذ التلقيح أخذت كروموسوم X العادى من الاناث ClB الأبــوية ٠أما الاناث ClB فى هذا التلقيح فأنها أخذت كروموسوم ClB X من أمها تها وكروموســوم X الآخر من الأب الذى سبــق تعرضـــه لأشعـــة أكـــس ٠

جـ ــ فى النسل الناتج من التلقيح المبين فى النقطة (ب) يموت نصف الذكور وهـــى الحاملة للكروموسوم ClB والنصف الآخر إما أن تموت أيضا اذا كان يحمل طفرة مميتة مستحدثة نتيجة لتعريض جده الذكر لأشعة إكس ، أو يحمل طفرة شبه مميتة فتكون نسبته للانـــاث أقل من ١ : ٢ـأو أنه يحمل طفرة جديدة مرتبطة بالجنس يمكن تمييزها مظهريا كلون العين مثلا.أما الاناث فتكون من نوعين : نصفها عادى العين والنصف الآخر عودى العيـن ٠ وتكرر التلقيحات للذكور المعرضة للاشعاع ــ وبذلك يمكن حصر عدد الطفرات المستحدثة . ويمكن تلخيص التكنيك السابق فى الرسم الـــموضح فى الصفحة التاليـــــة والموضح فى الشـــكل (٣ ــ ١) ٠

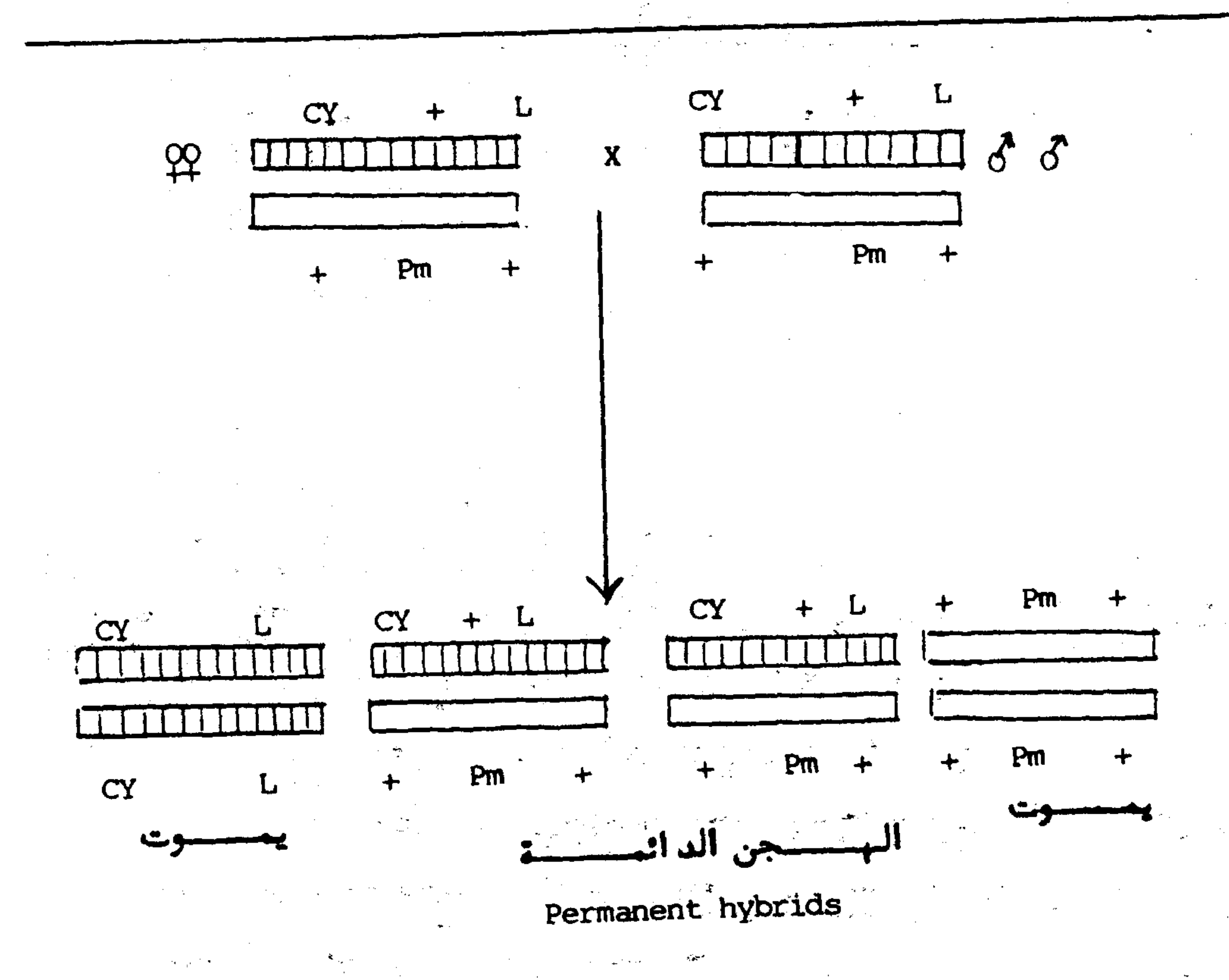
٢ ــ تعيين الطفرات المستحدثة الموجودة فى الكروموسومات الجسمية فى الدروسوفلا :

تعيين الطفرات المحمولة فى كروموسومات جسمية عملية شاقة بعض الشيئ ٠ حيــث أنها تتطلب إجراء عدة تلقيحات أكثر مما فى حالة الارتباط بالجنس ٠ وتستعمل أنظمـــة الجينات المميتة المتوازنة Balanced lethal systems فى تقدير معدلات الطفور فى مثل هذه الحالة ٠

وتتلخص الطريقة فى الآتـــــى :

يوجد فى الدروسوفلا سلالة متوازنة تعرف باسم CYL/Pm وهذه السلالة توجد دائما بحالة خليطة لهذا التركيب الجينى ويطلق على ذلك اصطلاح الهجن الدائمة permaent hybrids.ولا يمكن الحصول على الاطلاق على الافراد الأصيلة عن طريق التربية الداخلية

Inbreeding لهذه الهجن ، أى أنــه لايمكن الحصول على التركيبين الأصيليـــن CYL/CYL و pm/pm حيث أنهما مميتان للذباب الحامل لهما - كما يتضح ذلك من الرسم الموضح فى الشكل (٣ - ٢) :



شكل (٣ - ٢) نظام الجينات المميتة المتوازنة - كل كروموسوم يحمل جينا سائــــــدا وانقلابا يمنع حدوث العبور ، ومع أن نصف النسل يموت (التركيب الأصيلة) إلاّ أنّ السلالة صادقة التوالد ، لأن جميع النسل الناتج يشبه الأبويــــن .

فالجين الطافر "أجعد الجناح Curly wing (CY) ومفصص العين (L) Lobe eye (كلا الطفرتين سائدتين - عوامل مميتة ذات أثر مرئى سائد ومميت متنحى) محمولان فى أحد كروموسومى الزوج الثانى فى الدروسوفلا ، بينما يوجد الجين الطافر برقوقى العين Plum eyes (Pm) (جيـن ذو أثر مرئى سائد ومميت متنحى) على

الكروموسوم النظير . وكلا الكروموسومين يحمل بجانب ذلك انقلابا لكبت العبور . ومثل هذه السلالات المتوازنة مفيدة جدا في التجارب الوراثية - وقد تحدث تلقائيا في الطبيعة كما في الدروسوفلا ونبات الأونثيرا Oenothera أو صناعيا كما في الشعير .

وحيث أنّ الطفرات المميتة وشبه المميتة المتنحية والموجودة في الكروموسومات الجسمية توجد دائما في حالة خليطة ، سواء أكانت هذه الطفرات تلقائية أو مستحدثة . لذلك فانّ طريقة تعيينها يتطلب الحصول عليها في صورة أصيلة . واستخدام السلالات المميتة المتوازنة يُسهّل هذا التعيين .

فاذا أردنا تعيين مُعدّل حدوث طفرة متنحية في سلالة من الدروسوفلا ميلانوجاستر فإننا نتبع الخطوات التالية : (أنظر الشكل ٣-٣) :

(١) يؤخذ ذكر من السلالة المراد اختبار الطفرات فيها ليلقح اناثا من السلالة الاختبارية CY L/Pm

(٢) تؤخذ ذكور من نسل التلقيح الأول وتُلقّح أناثا من السلالة الاختبارية لينتج نسل التلقيح الثاني . وفي هذا التلقيح يلاحظ أخذ ذكر واحد ويوضع مع عدد من الاناث من السلالة الاختبارية في البيئة المغذية .

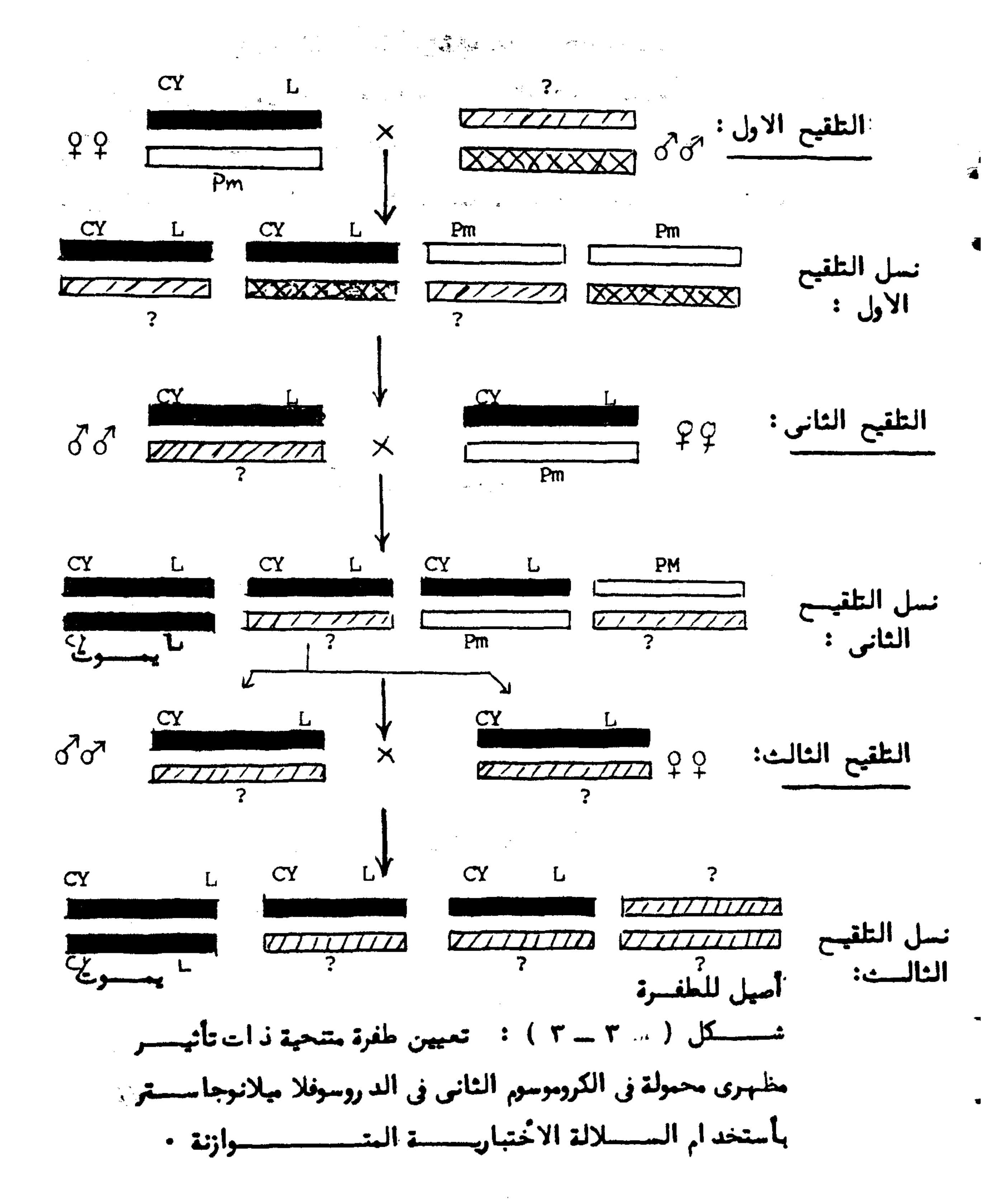
(٣) يتكون نسل التلقيح الثاني من أربع مجموعات هي : CY L/CYL وهذه تموت والباقية تعيش ويمكن تمييزها مظهريا، إحداها برقوقية العين والثانية ذات جناحين أجعدين ومفصصة العينين ولون العينين برقوقي والثالثة ذات جناحين أجعدين وعينين مفصصتين حمراء اللون.

(٤) تؤخذ الاناث الأخيرة (مجعدة الاجنحة - مفصصة العين - حمراء العين CY L?) وتلقح مع ذكور من زجاجة التربية ولها نفس الشكل المظهري المماثل للاناث (CYL?) لتعطى نسل التلقيح الثالث (أنظر الشكل ص ١١١).

(٥) يلاحظ في هذا الجيل أن النسل يتكون من :

أ - ربع النسل يموت لكونه أصيل التركيب CY L/CY L

ب- من بين النسل الذي يعيش نجد أن $\frac{٢}{٣}$ العدد سيحمل الكروموسوم CY L الثاني المراد اختباره ولوجود الطفرات عاليه ، بينما الثلث الباقي من الافراد التي عاشت سيكون أصيلا لهذا الكروموسوم الثاني المُختبَر لوجود طفرات عليه . فاذا كان هذا



شكل (.. ٣ ـ ٣) : تعيين طفرة متنحية ذات تأثير مظهرى محمولة فى الكروموسوم الثانى فى الدروسوفلا ميلانوجاستر بأستخدام السلالة الأختبارية المتوازنة .

الكروموسوم يحمل طافره ميتة فإنّ الأفراد الأصيلة له ستموت ، بينما اذا كانت الطفرة شبه ميتة فإنّ حيوية الأفراد الأصيلة ستنخفض وبذلك تكون نسبة هذه الأفراد إلى المجموع الكلى الذى يعيش أقل من ٣٣٫٣٪ . وإذا كانت قد حدثت طفرة جسمية فان الـ ٣٣٫٣٪ من الأفراد الكلية التى عاشت سيظهر عليها هذه الطفرة .

أسئلة وتمارين على التكرار الجينى

(١) ما هو تركيب أفراد الجيل التالى الناتج عن التزاوج العشوائى من العشيرة الاتية :

aa	Aa	AA
٠٫٣٦	٠٫٤٨	٠٫١٦

(٢) أوجد نسبة التراكيب الوراثية الثلاثة فى الجيل التالى فى العشائر الآتية عند تزاوج أفراد كل عشيرة عشوائيا :

aa	Aa	AA
٠٫٦٥	٠٫١٠	٠٫٢٥
٠٫٧٠	صفر	٠٫٣٠
٠٫٤٠	٠٫٦٠	صفر

(٣) إثبت أن العشائر التالية فى حالة اتزان :

AA	Aa	aa
٠ر٥٠	صفر	٠ر٥٠
٠ر٣٦	٠ر١٥	٠ر٤٩
صفر	صفر	١ر٠٠
٠ر٠٩	٠ر١٠	٠ر٨١

(٤) أوجد التكرار الجينى والأعداد المتوقعة لمجاميع الدم الآتية مع مقارنة هذه الأعداد مع الأعداد المشاهدة :

الآباء	العائلات	عدد الاطفال N	MN	M	مجموع الاطفال
MxM	٢٠٥	—	—	٥٩٤	٩٥٤
MxN	٢٢٦	—	٦٩٨	—	٦٩٨
NxN	١٠٤	٣٢٣	—	—	٣٢٣
MNxM	٥٨٨	—	٥٨٨	٨٦٠	١٨٤٨
MNxN	٤٢٦	٦٨٢	٦٨٨	—	١٣٧٠
MNxMN	٦١٦	٣٦١	١٠٩٤	٤١٧	١٨٧٢
	٢١٦٥	١٣٦٦	٣٤٦٨	١٨٧١	٦٧٠٥

(٥) بفرض أن عشيرة أولية تحتوى على التراكيب الوراثيــــة الآتيــــة :

AA	Aa'	Aa	a'a'	a'a	aa	المجموع
٠ر٠٥	٠ر٢٠	٠ر١٠	٠ر٠٦	٠ر٢٨	٠ر٣١	١ر٠٠

فما هو تركيب هذه العشيرة فى الجيل التالى تحت ظروف التزاوج العشوائى — هل هذه العشيرة فى حالة أتزان ؟

(٦) اذا فرض أن تكرار جين اللون الكامل A فى الأرانب هو ٠ر٥٠ و أن

تكرار جين الهيمالايا a^{h} هو ١٥ر٠ وأنّ تكرار جين الألبينو a هو ٨٠ر٠ - فما هى نسب التركيب الوراثى واللون الناتج عن ذلك فى عشيرة متزاوجة عشوائيا .

(٧) فى عشيرة من بنى الانسان وجدت مجاميع الدم الآتية :

O	A	B	AB	المجموع
٢٠٢	١٧٩	٣٥	٦	٤٢٢

أوجد قيمة كل من : p , q , r

(٨) أوجد قيمة كل من : p , q , r فى العشيرة الآتية:

O	A	B	AB	المجموع
٦٩١	٧٥٦	٤٧٦	١٢٥	٢٠٤٦

(٩) إذا فُرِض أنّ العشيرة الأصلية تتكون كالآتى :

ذكور		أناث		
a	A	aa	Aa	AA
٨٠ر٠	٢٠ر٠	٧٠ر٠	٢٠ر٠	١٠ر٠

فما هو الناتج عن هذه العشيرة تحت التزاوج العشوائى .

البـــــاب الرابـــــع

تعدد المظاهر الوراثى والنشــــوء والتطور الجزيئــى

Genetic Polymorphism, Speciation and Molecular Evolution

مقـــــدمة :

تناولنا فى الباب السابق القوى التطورية التى تؤدى إلى تغييــــر البنيان الوراثى للعشائر النموذجية (المندلية) • وفى هذا الباب سوف نتنــاول العشائر الطبيعية منوجهة نظر تعدد مظاهرها الوراثية وكيفية استمرارية هـــذه الظاهرة • وما يترتب عليها من نشأة الانواع وعلاقة ذلك بالتطور على المستوى الجزيئى •

تعـــدد المظاهر الوراثـــــى Genetic Polymorphism :

كما ذكرنا فى الباب الاول • بيّن كلّ من ليفونتين وهابى عام (١٩٦٦) وجــود كثرة من تعدد مظاهر البروتين فى عشائر الدروسوفلا سيد و أبـــكيور D.pseudoobscura الطبيعية • وتشير هذه الظاهرة المنتشرة فى كل عشائر الكائنات الحية الطبيعيـــة • كما ثبت ذلك أخيرا • إلى وجود كمّ هائل من التباين الوراثى خلف تعدد المظـــاهر. ولتقدير هذا التباين • يقوم علماء وراثة العشائر بتحليل أعداد كبيرة من الافراد فـــى عشيرة ما للبحث عن أليلات لعدد وفير من المواقع الجينية • ويتم ذلك بأستخـــدام التفريــد الكهربى electrophoresis للبروتين لتحديد المتغيرات Variants المتماثلة كهربيا لنواتج البروتين التى يسيطر عليها كل موقـــع جينى • ويستدل من هذه المتغيرات على وجود الاليلات المختلفة للجين • ومن قوانين الاتزان الوراثى يتم حساب نسبة الخلط الوراثى فى العشيرة • وتبين النتائج المتحصل عليها وجود نسبة خلط تتراوح ما بين ٢٠ - ٥٠٪ فى مواقع الجينات المختلفة للفـــرد الواحد فى العشـــيرة النموذجيـــــة •

وكمثال لذلك • قام كل من باويل (Pawel) وريشموند Richmond

باجراء دراسة على الموقع الجينى To فى الدروسوفلا بوليستورم D.paulistorum •
وهو جين مرتبط بالجنس يُشفّر لانزيم يسمى تترازوليم أوكسيديز (tetrazolium oxidase)
عن طريق تحديد المتغيرات الكهربية لهذا البروتين • ولقد أتضح لهما أنّ العشائر
البرية من هذه الحشرة والمنتشرة فى مناطق جبال الأنديز البرازيلية تحمل أليلات
للمتغيرات الالكتروفورية السريعة (F) والبطيئة (S) وأن هذين الأليلين ليسا
تحت ضغط انتخابى ملحوظ • وبتحليل عدد كبير من الأفراد استنتجا أنّ أحد
كروموسومى X يحمل أليلات $a_1\ b_2 C_1\ Fd_2$ ، والآخر يحمل $a_2\ b_2\ C_1\ Fd_1$ •
وأن حوالى ٨٠٪ من الذباب برى الطراز كان خليطا للأليلات F/S •

وهنا يبرز سؤال : ما هى الاسباب المسئولة عن بقاء هذه النسب العالية من
الخلط الوراثى ؟ • وتبين الدراسات المتعمقة أن هناك ثلاثة أسباب أساسية قد
ينشأ من خلالها ويستديم تعدد المظاهر الوراثى فى العشائر الطبيعية ، حيث
تتكون نماذج وراثية متباينة :

أ - تعدد المظاهر الموقت .
ب - تعدد المظاهر المتوازن.
جـ - الثبات العشوائى للطفرات المحايدة .

وتختلف هذه الأسباب فى مدى مساهماتها النسبية فى الأحداث التطورية •

أولا : **تعدد المظاهر الوراثى الموقت:** Transient Polymorphism

يمثل هذا النوع من تعدد المظاهر ناتجاً جانبياً للانتخاب الطبيعى المُوجّه •
فاذا فرضنا أنّ أليلا مثل a_1 ذو ميزة انتخابية على قرينه الأليل a_2 ، فبمرور الزمن
وتعاقب الأجيال لابد أنّ تكرار a_1 يتزايد فى العشيرة مُتّجها ناحية الثبات عندما تصل
قيمة تكراره ، ولتكن p إلى واحد صحيح ، وعلى النقيض نجد أنّ تكرار الأليل a_2
يتناقص بنفس المعدل فى اتجاه الانقراض إلى أن يصل تكراره وليكن q إلى صفر •
وخلال الزمن الذى يحدث فيه ذلك نجد أن a_1 و a_2 متواجدان فى المستودع الجينى
للعشيرة وكذلك الافراد ذوى التركيب الوراثى الخليط $(a_1/\ a_2)$ موجودون فى العشيرة
ذاتها •

ويعتبر تعدد المظاهر الوقت حالة عابرة ، فاذا كان الانتخاب يعمل بسرعة ، فلابد أن تكون الحالة الموقتة واضحة المعالم . ولتوضيح ذلك نسوق المثال التالي من الانتخاب الموجه directional selection . تعتبر حالة الاسوداد الصناعي industrial melanism من أكثر الأمثلة اقتباسا في العشائر الطبيعية . لوحظ في انجلترا أنّ معظم أنواع الفراش ، وخاصة النوع المسمى بالفراش الفلفلي (Biston betularia) يتجمع على جذوع الأشجار عندما لا يكون في حالة طيران . وقبل عصر التقدم الصناعي لاحظ البحّاثة الانجلترا أن جذوع كثير من الاشجار في الريف الانجليزي وفي الحضر تتغطى بأشنات ذات لون رمادى فاتح ، كما لاحظوا أن لون الفراشات الفلفلية في الطبيعية مماثل لهذه الاشنات . وعندما انتشرت الصناعة خلال القرن التاسع عشر لوحظ موت الاشنات نتيجة سقوط السناج (soot) الناتج من المصانع على جذوع الاشجار ، مما تترتب عليه اسوداد هذه الجذوع . وفي منتصف القرن التاسع عشر ظهر نوع جديد من هذا الفراش ذو لون داكن . لكن بمرور الزمن أصبح هذا الطراز المسود من الفراش أكثر انتشارا . وفي وقتنا الحاضر ينتشر هذا الفراش بكثرة في المناطق الصناعية من انجلترا مثل برمنجهام ومانشيستر .

وبتحليل الحالة من وجهة نظر وراثة العشائر ، أُستُنتِج أنّ بعض العوامل الانتخابية تعمل ضد الفراش الفاتح في المناطق الصناعية وضد الفراش الأسود في المناطق الريفية. ولقد أوضح العالم كيتلويل H.Kettlewell طبيعة هذه العوامل فقد لاحظ أنّ أنواعا مختلفة من الطيور تفترس فراشة البستون كغذاء لها . فقام باجراء تجربة أطلق فيها أعداداً معروفة من الفراشات الداكنة في غابات المناطق الريفية و فراشات باهتة في غابات المناطق الصناعية ، ثم لاحظ احتمالاتها لأنْ تصبح فريسة بالمقارنة بنوع الفراش الفلفلي المتوطن . وبينت النتائج بمنتهى الوضوح أنّ الأشجار المحملة بالسناج توفّر تعَمِيَةَ جيدة للفراشة السوداء بالمقارنة بالفراشة الباهتة مما يوفر فرصة للبقاء للطراز الأسواد أكثر من الطراز الباهت . وكان العكس صحيحا بالنسبة للأشجار المغطاة بالأشنات .

مما سبق ظهر أنّ العوامل الانتخابية هى الطيور والسناج الصناعي . ولقد أعطى هذا التداخل نتائج مثيرة خلال فترة زمنية قصيرة نسبيا . ويرجع السبب

إلى قوة عوامل الانتخاب فى المقام الأوّل ، وجزئيا لسبب وراثى : تتكون الفراشة الداكنة نتيجة لوجود الأليل السائد B وهو غير موجود فى الطاقم الجينى للفراشة الباهتة b/b . وحيث أنّ الأفراد الأصيلة B/B والخليطة B/b يتوافر لهما الحماية فى المناطق الصناعية ، فإنّ الأليل B يكون قادرا على الانتشار أسرع كثيرا جدا عن الأليل المتنحى b تحت نفس الضغوط الانتخابية .

والطراز الميلانينى من فراشة البستون ، الموجود فى الوقت الحالى ، أكثر دكانة فى اللون بالمقارنة بالطراز الذى جُمِعَ منذ حوالى ١٥٠ عاما ، مما يشير لوجود أليلات أُخَر مُنتِجة للصبغة بالاضافة للأليل B تدخل حاليا فى عملية الاستبقاء بواسطة الانتخاب الطبيعى . وفى النهاية نستطيع أن نقرر حقيقة وهى أن الانتخاب كان موجها باحتمال أكبر لموقع جينى واحد .

ثانيا : تعدد المظاهر المتوازن : Balanced Polynorphism

يمثل تعدّد المظاهر المتوازن نوعا من التوازن الدائم نسبيا فى العشيرة الطبيعية وفى هذه الحالة نجد مثلا الأليلين a_1 و a_2 موجودين فى العشيرة بتكرارات ثابتة نسبيا . ويتعارض تعدد المظاهر المتوازن بوضوح مع الحالة تعدد المظاهر الموقت والذى تُدْفَع فيه أليلات الجينات ناحية الثبات أو الاستبعاد .

وتعدد المظاهر المتوازن هو الحالة المتوقعة للعشيرة المندلية التى لا تتغير فيها التكرارات الأليليه عند الوصول إلى حالة الاتّزان . وحيث أنّ غالبية العشائر الطبيعية تعطى دليلا غير كاف على هذه النموذجية ، فيُعْتَقد أنّ ميكانيكيات أُخَر هى المسئولة عن الاحتفاظ بحالة الخلط الوراثى عند مستوى توازن معين .

ويقترح علماء وراثة العشائر و التطور وجود نوعين من الميكانيكيات مسئولين عن تعدد المظاهر المتوازن :

(١) النوع الأوّل : قد تتعرض عشيرة ما لعدد مختلف من عوامل التطور التى تُزِيل تأثيراتها بعضها البعض . فعلى سبيل المثال يمكن للضغط الطفرى أو الهجرى أن يُدخِل أليلا ما مثل a_1 باستمرار فى عشيرة ما ، بينما قد يستبعده الانتخاب المُوجّه

باستمرار لمصلحة الأليل a_1 . وطالما بقيت الضغوط التطورية ثابتة وبقى مُعدّل دخول الأليل a_1 أعلى نسبيا عن معدل استبعاده (أو العكس)، فلسوف تَثبُت حالة الخلط الوراثى فى الموقع الجينى a . وتَعرُّض عشيرة طبيعية ما لقُوَى متعارضة يمكن تجاهله وتعتبر العشيرة فى هذه الحالة وكأنها فى حالة اتزان وراثى .

(٢) النوع الثانى : والميكانيكية الثانية هى أنّ الانتخاب بمفرده يعمل على تكوين توازن من الأليلات . وهذا النوع من الانتخاب من الواضح أنه مختلف عن الانتخاب المُوَجَّه والذى يقود العشيرة إلى الثبات أو الاستبعاد للأليلات . ويطلق على هذا النوع اسم الانتخاب الموازن ، ودرس منه نوعان :

أ ـ الانتخاب المخلخل أو المُنَوِّع: Disruptive or diversifying selection

ويظهر هذا النوع من الانتخاب عند ما تستوطِن عشيرة ما بيئة غير متجانسة.

ولإيضاح ذلك ، دعنا نتخيّل عشيرة كهذه . ـز ذات طراز مظهرى أثبت أنه ناجح فى بيئة معينة ، وطراز مظهرى آخر يكون أكثر نجاحا فى بيئة أخرى . فاذا فرضنا أنّ الأول يعتمد على تركيب وراثى a_1/a_1 والثانى على تركيب وراثى a_2/a_2 ، وتنجح العشيرة ككل بصورة أفضل عند ما تقطن كلا من البيئتين ، اذن فلابد أن a_1 و a_2 يُحتَفَظ بهما فى حالة متوازنة تقريبا .

ويعتبر العالم باول (Paul) من أوائل من بينوا بالتجربة أنّ التباين البيئى يمكنه أن يُنَشِّط التنوّع الوراثى . قام باول بجمع ذباب من عشيرة طبيعية من الدروسوفلا ولستونياى D.Willistonii وقسمه إلى ٤ مجموعات فى أقفاص عشائر واحتفظ بها تحت ظروف أربعة أنظمة بيئية مختلفة :

- البيئة الأولى ثابتة بقدر الامكان .
- البيئة الثانية نَوّع فيها الإمداد الغذائى أثناء فترة التجربة .
- البيئة الثالثة نَوّع فيها الإمداد الغذائى وبيئة النمو .
- البيئة الرابعة نَوّع فيها الامداد الغذائى وبيئة النمو و درجة الحرارة .

وبعد ١٥ جيلا (حوالى ٤٥ أسبوعا) ظهر الآتى : أظهر ذباب البيئة الثابتة حوالى ٨٪ من الخلط الوراثى للفرد الواحد ، بينما أظهر ذباب البيئة ثلاثية التغيّر حوالى ١٣٪ خلطا . فاذا افترضنا أنّ البيئة الطبيعية أكثر تعقيدا من

البيئات الصناعية التى سبق ذكرها ، فإنّ نتائج هذه التجارب تدعّم بصورة واضحة أنّ نسبة كبيرة من الـ ١٨٪ خِلْط فى هذا الكائن تتأثر بالانتخاب المُنوّع .

ب — أفضلية التركيب الجينى الخليط : Heterozygote advantage

يحدث النوع الثانى من الانتخاب المُوازِن عندما يُظْهِر فرد خليط وراثيا لموقع جينى (A/ a مثلا) درجة أكبر من المواءمة Fitness لظروف بيئية عن أىٍّ من التركيبين الوراثيين الأصيلين (a / a و A/A) وهذه المواءمة العالية هى التى تُحفِّز الاحتفاظ بحالة الخِلْط فى العشيرة . وتعتمد ظاهرة "أفضلية الخليط" على التواجد المُتزامِن لقوتين متضادتين من قوى الانتخاب ، إحداهما تعمل ضد مواءمة التركيب a /a و الأخرى ضد A/A بالنسبة للتركيب A/a . ولتفهّم هذه الظاهرة المنتشرة فى العديد من عشائر الكائنات الحية وبضمنها الانسان ، نسوق بعض الأمثلة .

المثال الأول : أفضلية الخليط لمرض أنيميا خلايا الدم المنجلية فى الانسان :

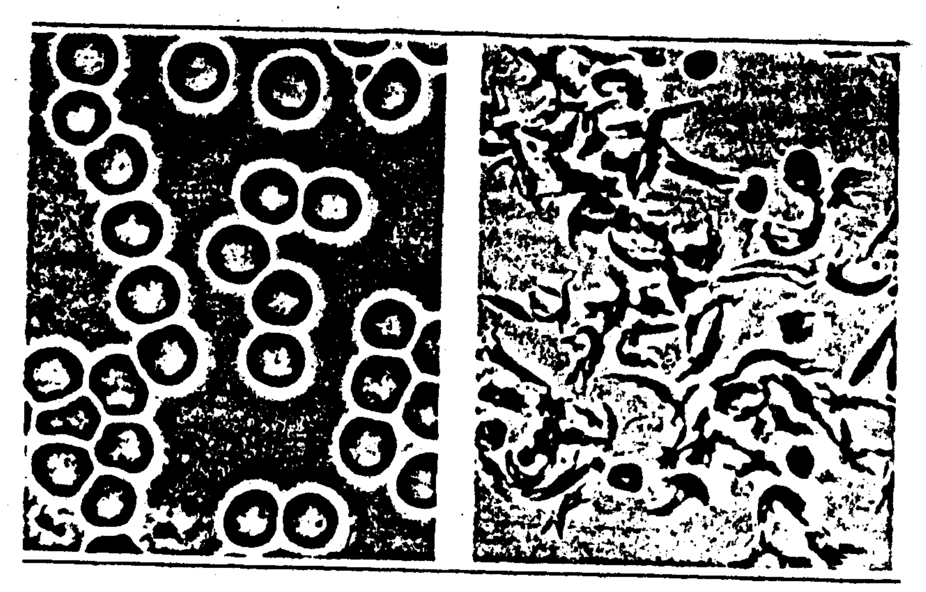
يعتبر هذا المثال من أشهر الأمثلة المعروفة عن أفضلية الخليط فى العشائر الآدمية . فمن المعروف أن سلسلة بيتا β للهيموجلوبين الآدمى تقع تحت السيطرة الوراثية لأليل الخلايا المنجلية $Hb_β^S$ وتختلف هذه السلسلة البيتيدية عن السلسلة العادية فى حمض أمينى واحد فى الموقع رقم ٦ من تتابع الأحماض الأمينية كما يتضح من التتابع التالى لكلا السلسلتين العادية والطافرة :

الطرف ن — قال — هس — ليو — ثر — برو — جلو — جلو — ليس ... (عادية)

الطرف ن — قال — هس — ليو — ثر — برو — قال — جلو — ليس ... (طافرة)

وعندما تشتمل سلسلة بيتا الطافرة فى جزىء الهيموجلوبين $\alpha_2 B_2$ ، فإنّ البروتين المتكوّن والمعروف بـ هيموجلوبين S يكون أقل قابلية للذوبان عن الهيموجلوبين العادى والمسمى A عند انخفاض تركيزات الأكسجين فى الخلايا . وهذا يرجع إلى وجود الحمض الأمينى قالين المتعادل فيها بدلا من حمض الجلوتاميك المشحون كهربيا .

ويترتب على ذلك أن تأخذ خلايا الدم الحُمْر شكلا منجليا بدلا من الشكل القرصى العادى عند تركيزات الأوكسجين المنخفضة (أنظر الشكل ٤ — ١) .



شكل (٩-١) : صورة لخلايا الدم الحمر العادية (شمال) وأخرى لخلايا الدم المنجلية (يمين) .

ويتخلق فى الافراد الاصيلين للاليل المتنحى (Hb^S_β / Hb^S_β) الهيموجلوبين S (والهيموجلوبين F الجنيني) . وهذا التركيب الوراثى المتنحى نادرا ما يصل حاملوه إلى مرحلة البلوغ تحت الظروف المعيشية البدائية (بالرغم من أنهم يعيشون فى المجتمع الحديث) . ويطلق على هؤلاء الافراد مرضى أنيميا الخلايا المنجلية " . أما الافراد الخليطون (Hb^S_β / Hb^A_β) فلا تظهر عليهم الاعراض بدرجة واضحة ، بالرغم من احتواء خلاياهم الحمر على نسب متساوية من نوعى الهيموجلوبين S و A، ويقال عن هؤلاء الافراد بأنهم حاملون لصفة الخلايا المنجلية . ولأن المواءمة النسبية للتركيب الوراثى الاصيل (Hb^S_β / Hb^S_β) تكاد تقرب من الصفر ($s \simeq 1$) ، فان قواعد الانتخاب الموجه قد تتنبأ بأن تكرار الاليل Hb^S_β فى عشيرة ما لابد وأن يكون صفرا أو قريبا من الصفر . وقد ثبت هذا التوقع فى العديد من العشائر الادمية التى يغيب فيها الاليل كلية . وفى بعض العشائر الادمية الافريقية والاسيوية يقدر تكرار الاليل Hb^S_β ما بين ١و٠ الى ٢و٠ . بينت التقديرات أن حوالى ١٠٪ من الزنوج الامريكيين (من أصل أفريقى) ، خليطون لهذا الجين . وبناء على ذلك فلابد أن هناك عاملا ما يمنع انقراض هذا الاليل فى بعض العشائر .

ولقد بينت الدراسات التى أجريت على العشائر الادمية التى تقطن المناطق

الاستوائية فى القارة الافريقية أن طُفَيل الملاريا ، والذى يأخذ الشكل المنجلـــى ، ينتشر فى هذه المناطق ويَقتُل سنويا ما بين ١٥ إلى ٢٠ طفلا من كل ألف . كما أنّ تأثيره على هذه العشائر مازال كبيرا . كما لوحظ أنّ كثيرا من هؤلاء الاشخاص الذيــن يستوطنون هذه المناطق ويموتون بمسببات أخرى ، يضعفون من الملاريا لدرجة أن قابليتهم للاصابة بكل الامراض الأخرى تتزايد بدرجة كبيرة . وعند مقارنة التوزيع التكرارى لجين الخلايا المنجلية فى كلٍّ من آسيا وأفريقيا مع توزيع انتشار طفيل الملاريا عالـــى التوطن ، وُجد أنّ هناك تلازما عاليا وملفتا للنظر ، مما حدَى بالباحثين إلى اقـتراح أنّ طُفَيل الملاريا يخدم فى عمل توازن للتأثيرات الضارة لجين أنيميا الخلايا المنجليــة ، لدرجة أنها تختفظ بالجين (الاليل) Hb_{β}^{S} . فكيف يحدث هذا التـــوازن ؟

والاجابة هى أنّ الافراد الخليطين وراثيا لجين الخلايا المنجلية (Hb_{β}^{S}/ +) لديهم درجة عالية من المقاومة للملاريا بالمقارنة مع الافراد الاصيلين للاليل العادى +/+ (المقاومة النسبية للافراد $Hb_{\beta}^{S}/Hb_{\beta}^{S}$ تعتبر صفرا لموتهم فى مرحلة الطفولة المبكـرة) .

ولقد أمكن تفسير "مقاومة الخليط" على أساس نمو الطفيل ذى الشكل المنجلـــى داخل خلايا الدم الحمر للانسان . ولقد أوضحت الصور الميكروسكوبية لخلايا الــــدم الحمر للافراد الخليطة أنها تأخذ الشكل المنجلى عندما تدخل الاوعية الدمويـــــة الشعرية ، والتى يكون فيها تركيز الأكسجين منخفضا بوجه خاص . ويبدو أن عمليـــة المنجلة sickling هذه تعطل نمو طور ما فى دورة حياة الطفيل فتقطع دورة الاصابة . وحيث أن خلايا الدم الحمر العادية لا يمكنها أنْ تأخذ الشكل المنجلى ، فإنّ الافراد العاديين + / + لايمكنهم التمتع بهذه الحماية من العدوى بطفيل مـــرض الملاريا ، ويكون لديهم قابلية تامة للاصابـــة .

قياس تعدد المظاهر المتوازن بواسطة أفضلية الخليـط :

لو افترضنا أنّ عشيرة طبيعية بها تكرارات التراكيب الوراثية A/A و A/ a و a /a هى p^2 , $2pq$, q^2 على التوالى قبل أن يحدث الانتخاب ، وأن القيم s و t تمثلان معاملات الانتخاب ضد التركيبين الاصيلين لذلك نجد أن :

$1 - s$ = مواءمة الأفــــراد A / A

$1 - t$ = مواءمة الأفـــراد a / a

وتكون مواءمة الأفراد الخليطين = ١ ، ومن ثم ، نعقب الانتخاب نجد أن نسبة الأفراد A / A هـــى : $A / A = p^2 (1-s)$

ونسبة الأفراد A / a تظل 2 pq ، أى $A / a = 2pq$

وتصبح نسبة الأفراد a / a هـــى : $a / a = q^2 (1 - t)$

ومن ثم تصبح العشيرة الكلية مســـاوية لــــ $[p^2 (1-s) + 2pq + q^2(1-t)] = 1$

أى تســـاوى : $\boxed{1 - p^2 s - q^2 t}$

فى هذه الحالة وعندما تكون s لا تساوى واحدا ، فيعبر عن التغير فى القيمة q خلال جيل واحد بالرمز Δq ، ولما كان فى حالة تعدد المظاهر المتوازن يجب ألا يكون هناك تغير فى قيمة q لذلك يفترض أن تكون قيم s و t تســاوى صفرا ، أى أن تكرار التوازن لــــ q . فى حالة قوة هجين متزنة يعبر عنه بالمعادلة :

$$\boxed{\hat{q} = \frac{s}{s + t}}$$

ومن ثم يكون التغير فى التكرار طفيفا جدا .

مثال تدريبى : لو طبقنا المعادلة السابقة على جين الخلايا المنجلية نجد الآتـى A ترمز للأليل العادى + و a ترمز للأليل الطافر Hb_β^s . فاذا فرضنا أنّ t هى معامل الانتخاب ضد الأفراد المتنحية الأصيلة Hb_β^s/Hb_β^s وأنّ قيمتها تساوى ١ ، وأنّ معامل الانتخاب s ضد الأفراد الأصيلـــــــة +/+ يساوى ٢٥و٠ ومن ثم نجد أن $\hat{q}$ تكــــــون :

$$\hat{q} = \frac{0.25}{0.25 + 1} = 0.2$$

بينما لو كانت s = ١١ر٠ فإن قيمة $\hat{q}$ سوف تساوى ١ر٠

وبناء على ما سبق ، فانّ تكرار جين الخلايا المنجلية فى العشائر الافريقية يقدر حاليا ما بين ١ر٠ إلى ٢ر٠ ، ومن ثم فيفترض أنّ قيمة معامل الانتخاب s تتراوح ما بين ١١ر٠ الى ٢٥ر٠ .

المثال الثانــــى : أفضلية الخليط لمرض التليف الحوصلى Cystic Fibrosis:

يوضح هذا المثال تمتع فرد خليط بأفضلية تكاثرية على كلٍّ من التركيبين الاصيلين فالاطفال الاصيلون لأليل التليف الحوصلى المميت يعطون دليلا عن المرض فى مرحلة الطفولة . ومن ثمّ فالآباء الخليطون لمثل هؤلاء الاطفال كثيرا ما يتخذون قرارا ضد إنجاب مزيد من الاطفال خوفا من خطورة إنجاب طفل مصاب بهذا المرض . لذلك فلا معنى لتحليل عدد النسل لآباء طفل عنده "تليف حوصلى" وبدلا من ذلك تدرس أحجام العائلات لأجداد الاطفال .

وتبين الدراسات التى أجريت فى هذا المجال أنّ متوسط نسل الاجداد الحاملين لأليل التليف الحوصلى كان حوالى ٣٤ر٤ فردا ، بينما كان هذا المتوسط للأجداد العاديين هو ٣ر٤٣ فردا . وهذا الفرق الجوهرى فى الأفضلية التكاثرية للخليط لهذا الجين لا يفسِّر ميل الأزواج الخليطين لانجاب نسل أكثر - وربما يكون التفسير يرجع الى :

- معامل إجهاض تلقائى منخفض .
- رغبة نفسانية لانجاب أطفال أكثر .

لكن النتيجة تقترح وجود قدرة تكاثرية أعلى كأساس لتعدد المظاهر المشاهد .

وتعتبر ظاهرة قوة الهجين Heterosis المشاهدة فى كثير من نباتات المحاصيل الزراعية وأشجار الغابات وحيوانات المزرعة وغيرها من أهم الأمثلة على أفضلية الخليط وتطبيقاتها العملية .

مرض تاى ــ ساكس و أفضلية الخليط :

Tay-Sachs Disease and Heterzygote Advantage

عند ما يتأصل عدد من الطفرات الضارة فى المستودع الجينى الآدمى يؤدى ذلك إلى تكوين تنوع من الأمراض تعرف فى مجملها بأمراض التراكم الليسوسومى " Lysosomal storage dieases " . والفرد المصاب بهذه الأمراض ينقصه تخليق إنزيم ليسوسومى خاص مسئول عن تحلل نوع من الجزيئات الضخمة (سكر معقد ـ دهن ـ بروتين ـ حمض نووى) فى أنسجة الفرد .

ومن أكثر أمراض التراكم هذه ، مرض تاى ــ ساكس الذى ينتشر فى العشيرة اليهودية فى الولايات المتحدة الأمريكية . وهذا المرض يتسبب عن جين متنحى hexA محمول فى الكروموسوم الآدمى رقم ١٥ . والأطفال المصابون بالمرض hexA/hexA معيبون وراثيا فى إنزيم يسمى ن ــ أسيتيل هكسوسامينيديز A(N.acetyl hexosaminidase A). وعادة يهضم هذا الانزيم مادة الهكسوزامين الطرفى من دهن عقدة عصبية فى المخ تعرف بعقدة GM_2 . وفى الأطفال المصابين بمرض تاى ــ ساكس تتجمع مادة الـ GM_2 العصبية التى لم يحدث لها تمثيل داخل المخ ، مما يؤدى لاضحلال مخى ثم الموت فى عمر لا يتجاوز ثلاث سنوات . ويبين الجدول (٤ ــ ١ ، صـ ١١٣) بعض الاحصاءات الخاصة بهذا المرض .

وكما يتضح من الجدول فإن ١/٣ الحالات تصيب أطفال من آباء غير يهود فى الولايات المتحدة ، إلا أن الأليل ينتشر بوجه خاص بين أنسال اليهود الاشكانزيين الذين انفصلوا من السفارديين (البحر الأبيض) واليهود الشرقيين فى عام ٧٢ بعد الميلاد والذين هاجروا إلى أوروبا . وعند فحص أخوة عائلات معروف أنها تحمل أليل تاى ـ ساكس ، فإن معدل قابلية الحياة يكون أعلى بدرجة جوهرية عما فى عائلات خالية من الأليل ، مما يقترح أن المقاومة لمرض غير مميز فى مرحلة الطفولة قد يعطى الأفراد الخليطين أفضلية حيث يكون الأليل محتفظا به فيهم .

جدول (٤ ــ ١) : إحصاءات عن مرض تاى ــ ساكس فى الولايـــات المتحــدة الأمريكيـــة :

العشيرة	مجموع العشيرة	عدد المواليد سنويــا	تكرار الأصيل	تكرار الأليل	العدد السنوى للحالات الكلية	تكرار الخليط	المجمـــوع للخليطيـن
اليهـــود	٦١٨٢٠٠٠	١٠٧٥٦٧	٠و٠٠٠١٦	٠و٠١٢٦	٢٢	٠و٠٢٦	١٦٠٧٣٢
غير اليهـــود	٢١٥٣٩٣٣٢٦	٣٧٤٧٨٤٤	٠و٠٠٠٠٠١٧	٠و٠٠١٣	٨	٠و٠٠٢٩	٦٢٤٦٤١

عن كتاب : الوراثة ــ تأليف أُرْسُولا جُودِينَف ١٩٧٨ ــ الطبعـــة العربيـــة ١٩٨٢ ــ ترجمة د . هاشـــم حســـين و د . أحمـــد الشـــرقاوى .

معاملات الانتخاب في حالة أفضلية الخليط :

في العشائر الافريقية الموبوءة بالملاريا وُجد أنّ جين أنيميا الخلايا المنجلية Hb^{s}_{B} له تكرار عالٍ مُحتفظ به ما بين ١و٠ الى ٢٠و٠ مما يشير لوجود معامل انتخاب مرتفع نسبيا (حوالي ٥١و٠) ضد الافراد العاديين + / + . بينما كانت تكرارات الأليلات الخاصة بمرض التليف الحوصلي ومرض تاي - ساكس أقل بكثير . فالمرض الاول كان حوالي ٢٠و٠ في العشائر القوقازية والثاني كان حوالي ١٢٦٠و٠ بين اليهود الاشكنازيين وحوالي ٠٠١و٠ في العشيرة غير اليهودية ، ويعني ذلك أنّ معاملات الانتخاب ضد الافراد السائدة الاصيلة لابد وأن تكون منخفضة . ولتقدير ذلك نفترض أن t وهي معامل الانتخاب ضد الافراد الاصيلة تساوى واحداء ومن ثم يمكن إعادة كتابة المعادلة السابق ذكرها والخاصة بالتكرار المتوقع ($\hat{q}$) كالآتي :

$$s = \frac{\hat{q}}{1 - \hat{q}}$$

فاذا طبقنا هذه المعادلة على مرض تاي - ساكس ، نجد أن :

$$s = \frac{0.0126}{1-0.0126}$$

مما سبق نجد أنّ أفضلية خليط قدرها $\frac{1}{٢}$ ١٪ فقط تكفى كأفضلية إنتخابية في الجزء الخليط من العشيرة للاحتفاظ بهذا الجين عند تكراره المنخفض في العشيرة اليهودية .

نشوء الأنواع : Species Formation

عندما توجد عشيرتان تختلفان وراثيا بدرجة كافية تسمح بحدوث "عُزلة تكاثرية reproductive isolation " ، في هذه الحالة يطلق على كل عشيرة أنها تتبع نوعا مختلفا . وفي هذه الحالة نجد أنّ افراد العشيرتين تفشل في التزاوج التلقائي أو تفشل في تكوين نسل خصب لو حدث التزاوج . وموضوع التنوع له مراجعه العلمية الخاصة ، لكننا سوف نتناوله هنا من زاوية الميكانيكيات التي يُترجم بواسطتها تعدد المظاهر في العشيرة الى نشوء الانواع .

أولا : التنوع فى العشائر الصغيرة Speciation in small populations

إن نشأة نوع جديد يمكن يحدث عن طريق غزو عدد صغير من الأفراد لمنطقة جغرافية معزولة • فالتداخل ما بين التأثير المؤسس founder effect والانطلاق الوراثى العشوائى random genetic drift يمكنه أن يغير التكرارات الأليلية "لعشيرة منشقه Splinter population". ويترتب على ذلك أن تختلف هذه العشيرة عن العشيرة الأصلية. وبالاضافة فانّ الضغوط الانتخابية فى البيئة الجديدة قد تختلف جوهريا عن تلك التى فى البيئة القديمة • فاذا كانت الجينات المؤثرة فى نواحى التكاثر بين تلك التى تتأثر بالانتخاب أو بالانطلاق الوراثى العشوائى ، فبالتأكيد سوف تتطور أنواع جديدة بسرعة •

ثانيا : التنوع من خلال العزلة البيئية :

Speciation by ecological isolation of populations

فيما سبق أوضحنا أن الانتخاب المنوّع diversifying selection يعمل كمخلّق لاثنين أو أكثر من المظاهر الموجودة معا داخل عشيرة ما ، كل واحد تواءَم مع ظروف مختلفة فى البيئة المحلية • واذا فشلت الظروف البيئية فى عزل المظهرين عن بعضهما ، فقد يترتب على ذلك استمرار تعدد مظاهر متوازن على مستوى العشيرة ككل • أما اذا بدأت الأفراد داخل كل مجموعة فى التزاوج الاختيارى assortative mating or inbreeding مع بعضها البعض ، فانه سوف يتكون داخل العشيرة مستودعين جاميطيين مختلفين ، مما يعطى الفرصة لحدوث تنوّع ، وانشقاق العشيرة إلى نوعين مختلفين ، يفشلان فى التزاوج مع بعضهما لو اندمجا من جديد •

التطور الجزيئى : Molecular Evolution

التطور الجزيئى هو أحد فروع علم الوراثة الحديث الذى يبحث فى تفهم العلاقات التطورية بين المجموعات التقسيمية للكائنات الحية المختلفة من خلال ثلاثة اتجاهات :

١ ــ مقارنة التراكيب المظهرية لكروموسومات المجموعات التقسيمية •

٢ ـ مقارنة جيناتها المختلفة •
٣ ـ مقارنة نواتج هذه الجينات•
٤ ـ مقارنة مكوناتها من الأحماض النووية وتتابعاتها •

ويهدف هذا الفرع الحديث من وراثة العشائر على المستوى الجزيئي الى استيضاح سبل تطور الأطقم الجينية الحديثة من الهيئات الجينية لبدائيات النوى (prokaryotes) •

أولا : تكرارات الدنا في التطور :

يتفق علماء الوراثة الجزيئية على حقيقة هامة ، وهى أن تكرارات الدنا المحمل بالمعلومات الوراثية ، سواء أكانت جينات ، أو مقاطع كروموسومية أو كروموسومات كاملة تلعب دورا هاما في عملية التطور • ويفترض أن الدنا المكرر يتمتع بنوع من المناعة الانتخابية لدرجة أن بعض الجينات التركيبية St.genes الهامة لايمكنها القيام بوظيفتها طالما أنها تتواجد فقط في جرعات أحادية أو ثنائية • وحيث أن مناطق الدنا المكررة قد تكتسب طفرات موضعية دون أن توثر في حيوية عوائلها ، فان جينات جديدة (قد تكون ذات امكانيات هامة) قد تتطور منها وهناك العديد من الأمثلة على تطور الجينات بواسطة التكرارات مثل::

أ ـ جينات الرنا الريبوسومى rRNA genes
ب ـ جينات توافق الأنسجة Histo-compatibility genes
جـ ـ عائلات جينات الجلوبين التحصينية Families of immunoglobin genes
د ـ تغيرات التعدد الكروموسوم المجموعى Chromosomal polyploidy
والتي ساهمت بدرجة كبيرة جدا في تطور النباتات الراقية •

ثانيا : التبدلات الكروموسومية في التطور :

تشمل التبدلات الكروموسومية الانتقاصات deletions والتكرارات duplications والانعكاسات inversions • وتعطى هذه

التغيرات تأثيرات مختلفة عن تكرارات الد ن أ نوجزها فيما يلى :

أ - قد تجمّع مقاطع من الد ن أ - تطورت منفصلة - مع بعضها .
ب - قد تفصل مقاطع من الهيئة الجينية للفرد كانت قبل ذلك متجاورة .
جـ - قد تستبعد مقاطع من الهيئة الجينية نهائيا .
د - قد تعكس ترتيب تتابعات جينية معينة .

وهنا نتذكر أن تعبيرات الجينات قد تتأثر نتيجة تغير مواقعها أو تغير مواقع جينات أخر كانت قريبة أو بعيدة عنها . فعلى سبيل المثال قد تلعب الانعكاسات دورا هاما فى استبقاء جينات مهمة لمواءمة معينة مع بعضها كما هو الحال فى أنظمة الجينات المميتة المتوازنة balanced lethal systems . كما قد تصبح بعض الانعكاسات الكروموسومية الترتيب الصحيح للجينات اذا أصبح الكروموسوم المعكوس ثابتا فى نوع متطور حديثا . وفيما يلى مثال لتوضيح دور التبدّلات الكروموسومية فى التطور فى رتبة الرئيسات (الثدييات العليا) .

بمقارنة الطراز الكروموسومى للانسان مع طرز كروموسومات الشامبنزى والغوريلا وإنسان الغاب ، وُجد أنّ كل شريط فى كروموسومات الانسان له قرين فى كروموسومات القرد اللاذنبى الكبير ، وعلى الأقل توجد ٨ إنعكاسات رئيسية تميّز الطرز الكروموسومية للانسان والشامبانزى . وعلاوة على ذلك ، هناك اعتقاد بأنّ الكروموسوم رقم ٢ فى الانسان قد نشأ نتيجة إلتحام بين كروموسومين صغيرين منحرفى السنترومير acrocentric وجدا فى الانسان البرى ، مما ترتب عليه نقص فى العدد الكروموسومى الأحادى من ٢٤ فى الانسان البرى إلى ٢٣ فى الانسان العادى (الحديث) ، إلاّ أنّ دور هذه التغيرات الكروموسومية فى تطور الانسان مازال ينقصه الدليل المقنع .

ثالثا : تطور البروتين والحركة الجزيئية : Protein evolution and the molecular clock

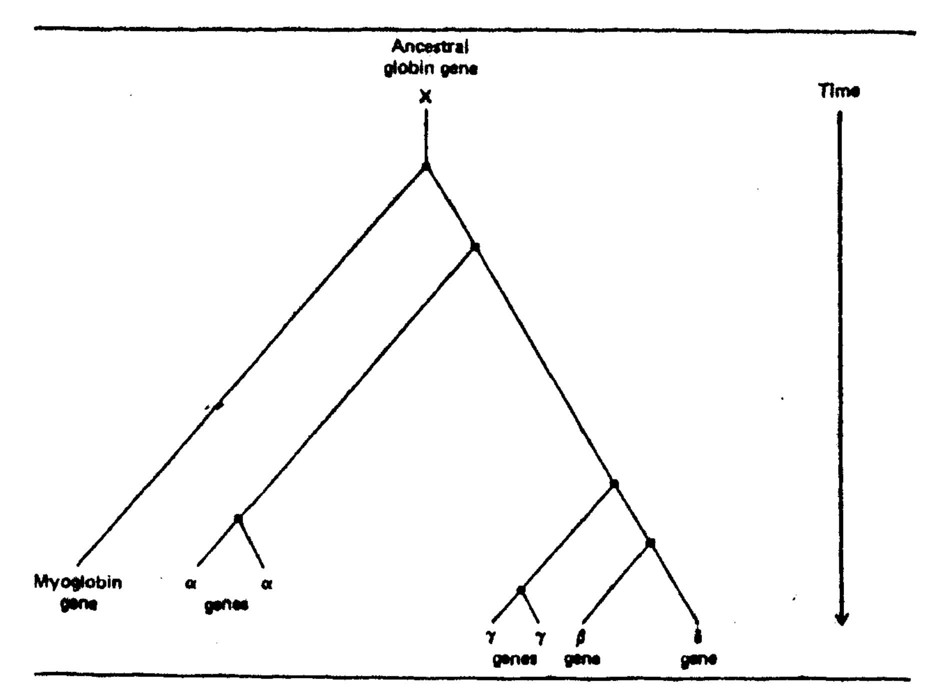
عند مقارنة تتابعات الأحماض الأمينية للبروتينات التى تشترك فيها مجموعات

تقسيمية متنوعة ، يمكن أن تتوافر البيانات التفصيلية عن التطور الجزئيى · ولقد نجحت حتى الآن هذه الدراسات فى :

أ - السيتوكروم c الموجود فى جميع الكائنات مميزات النـوى ·

ب - الهيموجلوبين الموجود فى جميع الفقاريات ، وهو ينتمى لمتعددات ببتيدات الجلوبين الأكثر بدائية ·

فبروتين مثل الهيموجلوبين الآدمى يكون متعدد المظاهر polymorphic بطريقة نموذجية داخل النوع البشرى · وتعتبر الصورة البارزة للهيموجلوبين فى نوع ما فريدة unique ومقارنة تتابع أحماضه الأمينية مع تتابع الأحماض الأمينية فى نوع آخر ، ثم حساب الحد الأدنى للاستبدالات النوتيدية اللازمة للتبدل من تتابع حمض أمينى إلى تتابع حمض أمينى آخر ، يمكن تحديد درجة التطور · ويبين الشكل (٤ - ٢) العلاقات التطورية المقترحة بين مختلف جينات الجلوبين ·



شكل (٤-٢) : العلاقات التطورية المقترحة بين مختلف جينات الجلوبين
الجينات المتكررة ممثلة بدوائر مظللة ·

الجــزء الثانى

الوراثة الكمية

الباب الخامس

الوراثة الكمية

Quantitative Genetics

مقدمة :

يختص هذا الفرع من علوم الوراثة بدراسة توارث الصفات التى تظهر طرازا مستمرا من التباين continuous variation وهو مبنى على توارث الجينات المتعددة Polygenes ووراثة العشائر Population Genetics ، لاننا هنا نهتم بتأثير الجينات على الصفات القياسية metric traits على مستوى العشيرة .

إن الخواص الاساسية للتباين المستمر أساسية لنظرية التطور ولاجراء التحسين الوراثى فى الكائنات النباتية والحيوانية .

لقد بدأت الخطوات الأولى فى دراسة توارث الصفات الكمية منذ حوالى ٨٠ عاما مضت ، عندما وضعت نظرية العوامل متجمعة الاثر cumulative effect (أو نظرية توارث الجينات المتعددة) . والمضمون الكامل لهذه النظرية تحقق تدريجيا . وبالمثل ، فالنماذج الخاصة بالتجارب والتحاليل الاحصائية الضرورية لدراسة التباين المستمر قد تحققت أيضا تدريجيا . وبالرغم من ذلك ، فقد تحقق تقدم ملحوظ وليس فقط يمكن تفسير التباين المستمر وراثيا ، بل أيضا يمكن تصميم تجارب تمكننا من تفهم وقياس المقادير الوراثية parameters الخاصة والتى يمكن أن يُحَلّل بواسطتها التباين المستمر ، بل يمكن أيضا التنبوء بسلوكه من خلال بعض هذه المقاييس.

وفى خلال الـ ٤٠ عاما التى مضت ، حدث تقدم كبير فى الدراسات الوراثية للتباين المستمر . فقد وضعت النظريات وامتدت لتشمل ، على وجه الخصوص ، التداخل بين الجينات اللا أليلية Non-allelic Interactions وأيضا التداخل بين التركيب الوراثى والبيئة Genotype-environment interactions

ولقد أدخلت الطرق الحديثة فى التحاليل الوراثية ، والتى من بينها ـ بل من

أهمها – الهجن الدائرية . Diallel crosses

الصفـــــات Characters

المظهر والطراز الجيــــنى (الفينوتايب والجينوتايب) : Phenotype & Genotype

فى علم الوراثة يُطلق البحّاثة المصطلح "صفة character" علــــى أى خاصية لكائن ما يكون لها تشابهات واختلافات ذات طبيعـة وراثية يمكن التعرف عليها بين أفراد العشيرة . وهناك عديد من الصفات من المعروف أنها تُظهِر درجات من التباين الوراثي . وكلمـــا زادت معرفتنا بخصائص الكائنات الحية ، كلما زادت قائمة الصفات ذات الطبيعـة الوراثية . فعلى سبيل المثال القائمة التالية من الصفات جميعها يعرف بأنه يُظهِر درجات من التباين الوراثى :

(١) سلوك الجينات والكروموسومات .
(٢) شكل وتركيب الخلـــــية .
(٣) شكل وتركيب الكائـــــــن .
(٤) الخصـائص الفسيولوجية والكيموحيوية .
(٥) الصفات النفسية والسلوكيـــــــة .
(٦) المقـــــدرة الـــتزاوجيــــــة . mating ability.
(٧) الخصـــــــوبة . Fertility
(٨) المقاومـــــة للأمراض والســـــوم .
(٩) القـــدرة علـــى إصابة العائـــــل.
(١٠) الاستعـــــداد للاصابـــــة بالمرض .
(١١) إنتــاج المولدات (الأنتيجينـــات)
(١٢) الذكاء .

وغير ذلك من الصفات المُميّزة لمختلف أنواع الكائنات الحية . وحقيقة الأمـر يصعب القول أنه توجد صفة ما فى كائن ما لا تُظهِر تباينا وراثيا ، طالما وُضِعت هذه الصفة تحت الاختيار الدقيق والمناسب . وبالاضافة لذلك ، فإنّ درجات التبايـــن

الوراثى التى يمكن إدراكها فى صفة ما ، قد تتفاوت بحيث تكون من الصِغَر الذى لايمكن إدراكه بالعين المجردة إلى الكِبر الذى يمكن ملاحظته على الفور .

العلاقة بين الجين والصفة :

يمكن إدراك وجود الجينات المتحكمة فى الصفات المختلفة من خلال تأثيراتها فى تغيير التعبير المظهرى للصفة المشاهدة فى كائن ما . وتتطلب جميع الدراسات الوراثية معرفة بعض الاعتبارات عن العلاقة بين الجين والصفة . ولقد قاد موضوع التباين المستمر continuous variation للصفات الكمية إلى تناول هذه العلاقة مما أدى الى ظهور ثلاثة أسس هامة فى هذا المجال :

الأساس الأول : ظهر من دراسات عالم الوراثة السويدى "جوهانسن Johansen" ، وهو أنّ الشكل المظهرى (الفينوتايب) للصفة هو المحصلة النهائية للتركيب الوراثى والبيئة . وبناء على ذلك ، فالتباين المشاهد فى صفة ما ، قد يكون نتيجة لتباين إما فى التركيب الوراثى أو فى البيئة . وكما أشار جوهانسن ، فإنّ نوعى التباين فى الصفة (الوراثى واللاوراثى) لا يمكن تمييزهما من مجرد النظر . فمثلا نبات ما أو حيوان ما قد يكون صغير الحجم بسبب قلة التغذية أو بسبب جيناته من أسلافه . ولا يمكن تمييز أيٍّ من السببين من بعضهما إلا بواسطة "الاختبارات التربية" .

الأساس الثاني : هو أنّ التباين الوراثى قد يظهر نتيجة للتغير فى أى عدد من الجينات . وهذه الجينات المسببة للتباين فى نفس الصفة ، يمكن أن تتداخل مع بعضها بعدة طرق مختلفة :

أ — قد تكون هذه الجينات عناصر فى نظام متعدد الجينات polygenes كما فى الجينات التى تؤثر فى عدد الشعيرات البطنية فى حشرة الدروسوفلا ،

ب — من ناحية أخرى ، قد تكون تغيرات "لجينات أساسية "Major genes كما هو الحال فى كثير من الجينات التى تؤثر فى لون الأزهار فى النباتات أو فى الكلوروفيل أو فى الجينات المؤثرة على الشوكات الدقيقة فى حشرة الدروسوفلا (حوالى ٧٠ جينا) ، وغير ذلك من الجينات . وعلاوة على ذلك فكما أن فردين

أو سلالتين قد يختلفان فيما بينهما لأي عدد من الجينات ، فإن أي فردين أو سلالتين قد تكونا متشابهتين في المظهر نتيجة لجينات مختلفة ، فعلى سبيل المثال يحتوي كل من القطن الامريكى *G.hirsutum* والقطن المصرى *G.barbadense* على بقع ملونة كبيرة على بتلات الأزهار ، متشابهة تماما ، لكن الاختبارات التربوية قد بينت أن التنظيم الهندسى الوراثى لهذه الصفة يختلف في الحالتين (هالدين ، ١٩٣٦) . وقد توجد اختلافات مماثلة داخل النوع الواحد ، فلقد ذكر العالم كلارك (١٩٦٠) أن الذيل القصير على الأجنحة الخلفية لذبابة الزبد *P.dardanus* يخضع لسيطرة جين واحد في بعض السلالات ولكوكبة من الجينات المتعددة polygenes في سلالات أخر .

إن الأساس الوراثى لمجال من الأشكال المظهرية لصفة ما ، يمكن اكتشافه فقط بالاختبارات التربوية.ففي بعض الأحيان يكفي اختبار واحد فقط لكشف هذا الأساس الوراثى ، لأنه عندما يوجد اختلاف نتيجة لجين رئيسى واحد ، فان التركيب الوراثى يمكن إدراكه من الشكل المظهرى . لكن هذا الوضع لا يمكن إطلاقا الوصول إليه عندما يكون التباين معتمدا على نظام عديد الجينات ، وذلك نتيجة للتبادل والتداخل في التأثير لكل من العناصر الجينية في النظام الوراثى مع بعضها البعض أو مع عوامل أخرى لا وراثية .

الأساس الثالث : وهو يتصل بالجين والصفة ، فكما أن صفة واحدة يمكن أن تتأثر بأكثر من جين واحد ، فإن جينا واحدا يمكنه أن يؤثر في أكثر من صفة — وهذا يعرف بالاثر المتعدد للجين manifold or pleiotropic effeet لذلك يبدو واضحا أنه بينما أن شكلا مظهريا ما يمكن أن ينسب إلى تركيب وراثى معين بصورة شاملة ، فإنه لا يمكن أن تنسب أجزاء من الشكل المظهرى لأجزاء من التركيب الوراثى ، فالجينات في نواة ما يجب أن ينسب بعضها لبعض في التأثير ، وكذلك الصفات يجب أن ينسب بعضها لبعض في التكوين Developnent ..

التباين المتقطـــع والتباين المستمــــــر :

يمكن تقسيم الصفات الوراثية فى جميع أنواع الكائنات الحية الى قسمين رئيسين هما :

(١) الصفات الوصفية : Qualitaive characters

وهى التى يكون فيها التباين أو التصنيف variation من النوع المتقطـــع discontinuous ، حيث يكون من السهل تقسيم هذا التباين إلى فئـــات مظهرية محـــددة (شكل ٥-١) أى لايوجد تداخل بين فئاتهـــــا المظهرية . وقد ظهر أن هذه الصفات يتحكم فيها إما جين واحد فقط أو عدد من الجينات . كما أن ظروف البيئة قد تكون ضئيلة الاثر ، أو قد لا تؤثر إطلاقا علـــى الجين أو الجينات التى تتحكم فى هذه الصفات . وكمثال لهذا النوع من التبايـــن نذكر الصفات المندلية التقليدية التى نعرفهـــا كصفات اللون والشكل فى بـــذور البسلة ، وشكل الثمرة فى نبات كيس الراعى ، ولون الفئران فى القوارض ولون العيـــن ومجموعات الدم فى الانسان . وقد أمكن تفسير السلوك الوراثى لهذه الصفات باستخدام الطرق الوراثية المندلية ، حتى فى الحالات التى كان تداخل الجينات أو ارتبـــاط الجينات سببا فى تعقيدهـــــا .

(٢) الصفات الكميـــة Quantitative characters

قد يطلق عليها أيضا أسم الصفات القياسية Metric characters

وهى التى ليس من السهل تحديد الفروق بوضوح بين الافراد المكونة لعشيـــرة تجرى فيها دراسة لهذه الصفات ، حيث تتداخل مظاهر الافراد كميا مع بعضهـــا ويكون التباين فى العشيرة من النوع المستمر إذ ليس من الممكن - فى كثير من الحالات إن لم يكن جميعها - تقسم العشيرة (أو النسل) الى فئات مظهرية محددة (شكل ٥-١) . بل يكون التباين متدرجا بين الحدين الادنى والاقصى لكل صفة ، مما يجعل الفئات المظهرية للعشيرة (أو النسل) متداخلة مع بعضها ، ويصبح من الصعب حصـــر عدد الافراد داخل كل فئة ، مما يجعل استعمال الطرق المندلية صعبا فى تحليلها . والفرق الاساسى بين توارث الصفات الوصفية والصفات الكمية ينحصر فى عدد الجينـــات

التى تؤثر فى مظهر الصفة ، ودرجة تحوّر هذا المظهر بالعوامل البيئية . فالصفة الكمية يُسيطر عليها عدد كبير من الجينات ذات الأثر التراكمى Additive ، وكل جين بمفرده قد يؤثر بدرجة صغيرة فى مظهر الصفة . وهذا التأثير من الضآلة (فى كثير من الأحيان) بحيث لا يمكن إدراك أثره بمفرده بالطرق المندلية التقليدية. وتسمى هذه الجينات بالبوليجينات "Polygenes" أو الجينات المتعددة Multiple genes. والتباين المظهرى Phenotypic variability المشاهد عند دراسة توارث الصفات القياسية يُعزى أساسا للمكونات الأتية :

١ — مكون وراثى Genetic component

٢ — مكون بيئى Environmental

٣ — مكون نتيجة التداخل بين البيئة والوراثة Genotype-Environment jnter

وقد تتداخل هذه المكونات مع بعضها مما يجعل التباين المظهرى أكثر تعقيدا . وتختلف نسبة كل مكون للآخر باختلاف الصفات.وتعتبر الصفات الاقتصادية ومعظمها يمكن قياسه كما مثل وزن الجسم ، طول الجسم ، كمية إنتاج اللبن أو البيض، وزن البيضة ، نسبة الدهن فى اللبن — كأمثلة حيوانية،ومحصول النبات وكمية المحتوى البروتينى ، وزن الحبة أو البذرة .... ألخ — من الصفات ذات الطبيعة الكمية .

ولما كان السلوك الوراثى لهذه الصفات معقدا ويصعب الوصول إليه بالأساليب المندلية التقليدية ، فقد لجأ علماء الوراثة إلى الطرق غير المباشرة ، أى الطرق الرياضية والاحصائية البيولوجية لتحليل توارث هذه الصفات ، ووصف نوع وكمية التباين فيها بمعالم إحصائية للعشيرة .

<u>مثال</u> : صفة مثل طول القامة فى الانسان تظهر تدرجا مستمرا فى التعبير بين حدين واسعين ، والتعبير المركزى للصفة يكون أكثر تكرارا فى أى عائلة أو عشيرة، ويتناقص التكرار كلما اتجهنا ناحية الطرفين الحديين . وتوزيع التكرارات للفئات مختلفة التعبير يقترب — فى كثير من الأحيان — من المنحنى الطبيعى

ويلخص الجدول (٥ — ١) أهم الفروق بين الصفات الكمية والوصفية :

جدول ٥ ـ ١ : ملخص للفروق بين الصفات الكمية والوصفية :

الصفات الكمية	الصفات الوصفية
١ ـ صفات قياسية metric كالطول الوزن ، العمر ..... الخ	صفات نوعية لا يمكن قياسها كاللون والشكل والسلوك و فصائل الدم ... الخ
٢ ـ التباين للفروق بينها متصل continuous وقياسات الشكل المظهرى تتداخل و تكون منحنى متصلا ويصعب وضع حد فاصل بين فئاتها .	تباين الفرق بينها متقطع discontinuos و تقع فى فئات مظهرية محددة يمكن عزلها بسهولة .
٣ ـ يتحكم فيها جينات عديدة (بوليجينات ذات أثر تجمعى أو تراكمى ، ويصعب تحديد أثر كل منها بمفرده .	محكومة بجين واحد أو جينات فردية قليلة ، كل منها له أثر محدد .
٤ ـ عوامل البيئة تلعب دورا هاما فى تحديد مظهر الصفة لتداخلها مع أثر الجينات التى تحكمها .	ليس للبيئة أثر كبير على مظهر الصفة ، و أن وجد فهو ضئيل .
٥ ـ تختص بعشائر تقع فيها جميع طرق التزاوج الممكنة .	تختص بتلقيحات فردية ودراسة نسل كل منها على حده .
٦ ـ التحليل الوراثى غير مباشر باستعمال الطرق البيومترية لتقدير معالم العشيرة كالمتوسط ، الانحراف القياسى التباين التباين المشترك والانحدار .. الخ	تحلل بالاحصاءات العديدية والنسب Ratios

دور التباين الكمي في التطور The role continuous variation in evolution:

إنّ دور التباين المستمر لا يمكن إغفاله كلية في عملية التطور . ولقد أوضح داروين أهمية الخطوات التراكمية الصغيرة في التغير التطوري . وبإمعان النظر في أي نوع من الكائنات الحية وبخاصة الانسان ، يتضح لنا أنّ جزءاً من التباين بين الافراد يكون كمياً . لذلك فإنّ الأساس الوراثي للتباين المستمر قد بقى لفترة طويلة تحدياً كبيراً لعلماء الوراثة وإن كان عالمي البيومترى "جالتون Galton" وبيرسون "Pearson" قد بيّنا بوضوح أنّ هذا التباين له على الاقل أساس وراثي . واستمرت كل من الطرق الجالتونية والطرق المندلية عاجزة عن تقديم الاجابة الشافية لهذا الامر لفترة طويلة . إن تفهّم أساس التباين المستمر قد تأجل لحين تداخل الطرق الوراثية والبيومترية ، حيث أنّ كلا من السبيلين قد وفّر ما ينقصه الآخر . فأحدهما قدّم لنا الأسس التي يجب أن يعتمد عليها التحليل ، والآخر بيّن لنا الطريقة التي نتناول بها التباين المستمر ، والطريقة التي تعرضه في صورة تجعل التحليل ممكنا .

إنّ التداخل بين علم الاحصاء الحيوي (البيومترى) والتباين الوراثي المستمر تأخر نتيجة للمجادلات التي ظهرت بين علماء البيومترى وعلماء الوراثة المندلية بمجرد إعادة اكتشاف قوانين مندل . ولقد زادت حدة هذه المجادلات العلمية نتيجة لتضارب الآراء عن أهمية كل من التباين المستمر و التباين المتقطع في التغيرات التطورية . ويبدو أنّ عدم التفاهم قد برز نظرا لانّ كلا الطرفين لم يكن قد تفهّم المعنى الكامل للأساس المندلي لدور وتأثير التركيب الوراثي على الشكل المظهري. ويبدو أنّ علماء البيومتري قد اعتبروا أن التباين المظهري المستمر يعني تبايناً وراثياً مستمرا ، بينما يبدو أنّ علماء الوراثة المندلية قد اعتبروا أنّ التباين الوراثي المتقطع لا يتفق مع أي شيء آخر إلا التباين المظهري المتقطع . وفي الحقيقة فان هيجو دى فريز قد اعتبر أن استمرارية التباين في المظهر كدليل على كونه غير وراثي .

نشأة التباين المستمر :

نظرية الجينات المتعددة (البوليجينات) : Polygenic hypothesis

كيف يتأتى للتباين المتقطع المحدد والذى ينشأ عن الانعزال الوراثى أن يُتَرْجَم إلى تباين مستمر للصفات الكمية ؟ فى حقيقة الامر يوجد سببان لذلك :

(١) الانعزال المُتَزامِن Simultaneous segregation لكثير من الجينات التى تؤثر فى نفس الصفة (أنظر التباين الوراثى فى جزء لاحق) .

(٢) التداخل الشديد لتباين مستمر حقيقى ناشئ من عوامل لا وراثية .

وهناك خطوتان هامتان كان لابد أن تؤخذا فى الاعتبار قبل أن تُدْمَج الطرق البيومترية والوراثية معا . ففى عام ١٩٠٩ نشر العالم السويدى "جوهانسون Johansen أبحاثه على نباتات الفاصوليا . وفى هذه الأبحاث وصف جوهانسون التجارب التى قادته لوضع نظريته عن السلالة النقية وعلى وجه الخصوص فقد بيّن النقاط التالية :

١ - أنه توجد عوامل وراثية وغير وراثية مسئولة معا عن التباين المشاهد فى وزن البذرة التى كان يدرسها .

٢ - أنّ تأثير كل من العوامل الوراثية واللاوراثية من نفس المستوى .

٣ - لا توجد وسيلة ، خلاف الاختبارات التربوية للتمييز بين ما يساهم به كل منهما فى كمية التباين .

وبناء على ذلك أصبحت العلاقات بين التركيب الجينى والشكل المظهرى أكثر وضوحا . فالتأثيرات المحددة للتركيب الوراثى أمكن تقليلها أو مَحْوِها والوصول إلى تباين مستمر فى المظهر بتأثيرات بيئية .

فى نفس العام الذى قدم فيه جوهانسون نظريته ، قدّم عالم إسكندنافى آخر هو "نيلسون - إيل Nilson-Ehle " الخطوة المكملة ، ألا وهى نظرية الجينات المتعددة (Multiple or polygenic hypothesis)

وهذه النظرية من الأمثلة التقليدية التى ساعدت كثيرا على تضييق الفجوة فى طبيعية التوارث بين هذين النوعين من الصفات . فقد بين "نيلسون - إيل

فى نباتات القمح والشوفان — أنه يوجد عوامل وراثية متماثلة التأثير بدرجة كبيرة إن لم تكن متطابقة تماما . فعلى سبيل المثال ، وُجِدَ ثلاثة أزواج من هذه العوامل مسئولة عن اللون الاحمر بالمقابل للون الابيض لحبة القمح ، وعندما ينعزل اى زوج من هذه العوامل بمفرده فإنه يعطى فى الجيل الثانى النسبة ٣ أحمر : ١ أبيض. وعندما ينعزل زوجان معا يعطيان النسبة ١٥ أحمر : ١ أبيض وعندما تنعزل الأزواج الثلاثة فى آن واحد تعطى النسبة ٦٣ أحمر : ١ أبيض . ولقد وجد أيضا أنّ النباتات ذات الحبوب الحُمْر فى الجيل الثانى تتكون من تراكيب وراثية مختلفة وتم الوصول الى هذه النتيجة بتنمية عائلات الجيل الثالث . فبعض عائلات الجيل الثانى أعطت ٣ أحمر : ١ أبيض والبعض الآخر أعطى النسبة ١٥ أحمر : ١ أبيض ، والبعض أعطى النسبة ٦٣ : ١ أبيض ، والبعض الاخر أعطى نسلا كله أحمر . فاذا رمزنا لازواج الجينات الثلاثة المسئولة عن اللون الاحمر بالمقابل للون الابيض بالرمز :

$R_1 - r_1$ ، $R_2 - r_2$ ، $R_3 - r_3$ وكان — كما بين نيلسون — إيل R سائداً سيادة وسطية على r ، فان ذلك يؤدى إلى أن تظهر الحبوب بدرجات مختلفة من الاحمرار إما بدرجة مكررة أو أصيلة فبينما يُزيد R من قوة إظهار الصفة فإنّ r لا يغير من التعبير . فتتناسب درجة احمرار الحبوب فى الافراد تناسبا طرديا مع عدد الأليلات R التى يحملها كل نبات.

ففى حالة أحد التلقيحات بين سلالتين إحداهما حمراء خفيفة والاخرى بيضاء كانت حبوب نباتات الجيل الاول وسطا بينهما " أحمر خفيف جدا " ، وفى الجيل الثانى ظهرت النسبة ٣ أحمر : ١ أبيض ، مما يدل على وجود تفارق فى زوج واحد من الجينات كما لوحظ أنّ الحبوب الحُمْر فى الجيل الثانى كانت من درجتين احداهما حمراء خفيفة تماثل الاب الاحمر والاخرى حمراء خفيفة جدا تماثل الجيل الاول ، وقد حُلِّلَت هذه الحالة كالاتى :

الاباء : بيضاء rr × RR حمراء خفيفة

الجيل الاول : حمراء خفيفة جدا Rr

الجيل الثانى 1 rr بيضاء : 2Rr حمراء خفيفة جدا : 1RR حمراء خفيفة

وعندما ينعزل سويّا زوجان من الجينات $R_1 - r_1$ ، $R_2 - r_2$ فلننسا

نحصل فى الجيل الثانى على النسبة ١٥ أحمر : ١ أبيض . ولو أنعزل ثلاثة أزواج من هذه الجينات : ($R_1 - r_1$, $R_2 - r_2$ - $R_3 - r_3$)
فاننا نحصل فى الجيل الثانى على النسبة ٦٣ أحمر : ١ أبيض . ولقد أثبت تحليل النسل فى الجيل الثالث (بتنمية عائلات الجيل الثالث الناتجة من الاخصاب الذاتى لنباتات الجيل الثانى حُمْر البذور) أنّ النباتات حمر الحبوب كانت من تراكيب وراثية مختلفة . ومن ثمّ لم تُلاحظ فروق واضحة فى اللون بين النباتات حمر الحبوب و التى تعتمد فى لونها على عوامل وراثية مختلفة . وقد حُلِّلَت الحالتان التى كان بكل منهما أكثر من زوج كالاتى :

الحالة الاولى : أبيض الحبوب   أحمر داكن   : الآباء

$R_1 r_1 R_2 r_2$ x $r_1 r_1 r_2 r_2$

أحمر وسط   : الجيل الأوّل

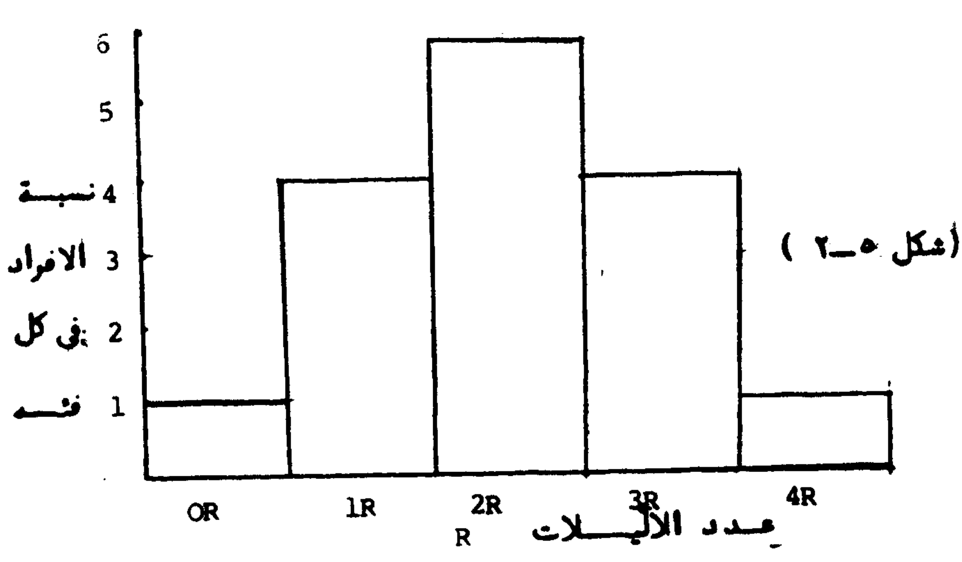
$R_1 r_1 R_2 r_2$

١٥ أحمر   :   ١ أبيض   : الجيل الثانى

وظهرت الفئة الحمراء فى أربع فئات متدرجة فى الاحمرار . بالاضافة للفئة البيضاء وكانت النسبة كالاتى :

١ أحمر داكن : ٤ أحمر متوسط : ٦ أحمر خفيف : ٤أحمر خفيف جدا : ١ أبيض
4 R   3 R   2 R   1 R   0 R

ولقد فُسِّرت هذه الحالة على أساس وجود جينين يتحكمان فى لون الحبة . كل جين منهما له أليلان . وأن هذه الأليلات ذات تأثير تراكمى حيث يزداد عمق اللون الاحمر بازدياد عدد الأليلات من ذلك نرى أنّ النسبة فى الجيل الثانى أخذت شكلا آخر فأصبحت ١ : ٤ : ٦ : ٤ : ١ بدلا من النسبة التقليدية ٩ : ٣ : ٣ : ١ لزوجين من الجينات . كما يلاحظ أنّ شدة الاحمرار فى لون الحبوب تتناسب طرديا مع زيادة عدد الأليلات R (الشكل ٥ - ٢)



(شكل ٥-٢)

الحالة الثانية : (انعزال ٣ أزواج من الجينات تحكم لون الحبة فى القمـح)

الآبـاء : أحمر غامق × أبيض

$R_1R_1R_2R_2R_3R_3$ X $r_1r_1r_2r_2r_3r_3$

الجيل الأول : $R_1r_1\ R_2r_2R_3r_3$ أحمر متوسط

الجيل الثاني : ١ أبيـض : ٦٣ أحمر

الفئة الحمراء (٦٣) تقع فى ٦ فئات متدرجة فى الاحمرار ، بالاضافة للفئة البيضـاء وكانت النسبـة كالاتـى :

أبيض	أحمر خفيف جدا	أحمر خفيف	أحمر متوسط	أحمر	أحمر د اكن	أحمر غامق
0R	1R	2R	3R	4R	5R	6R
1	6	15	20	15	6	1

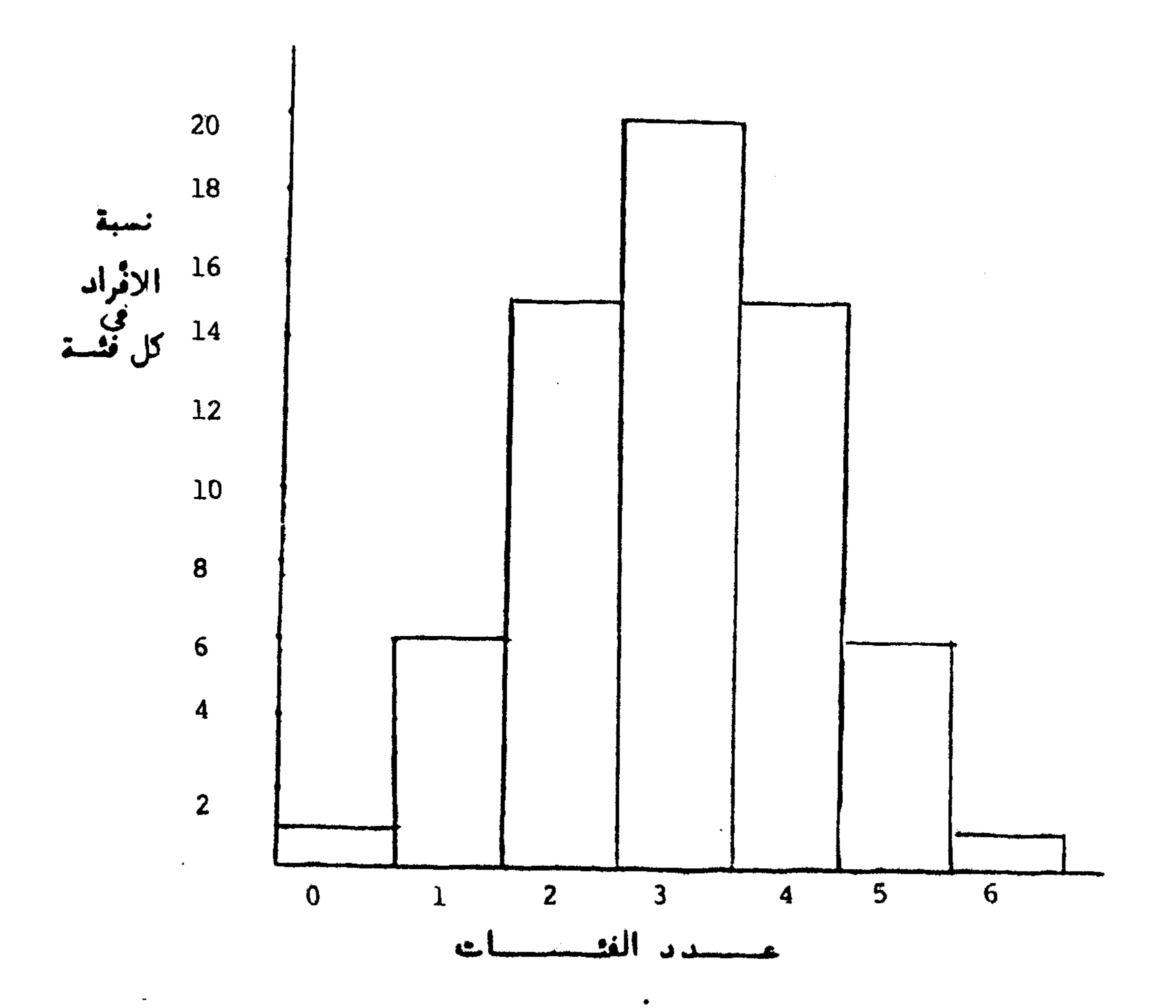
(١) الجيل الثاني يحتوى على عديد من الفئـات الوراثية .

(٢) يلاحظ أن التوزيع التكرارى لفئات الجيل الثاني يتفق مع مفكوك المعادلة ذات الحديـن : $(p + q)^n$

حيـث : $p = q = \frac{1}{2}$

و n = عدد أليلات الجينات المتحكمة فى الصفة .

(٣) التوزيع التكرارى يقترب من شكل المنحنى الطبيعى (شكل ٥-٣) .



شكل ٥ــ٣ : التوزيع التكرارى للفئات عند الانعزال المتزامن لثلاثة جينات ذات أثر التراكمى •

ملحوظة : يمكن استخراج عدد الفئات المظهرية المتداخلة بأستعمال جدول مثلث باسكال Pascal's Triangle.ومن الواضح وجود بعض الاختلافات فى درجة الاحمرار ولكن ظهر أن ذلك يتلازم مع عدد الجينات أكثر مما هو متلازم بعوامل معينة • فمثلا درجة الاحمرار الأولى يمكن الحصول عليها بثلاثة

تراكيب وراثية مختلفة وهى : $R_1r_1r_2r_2r_3r_3$, $r_1r_1r_2r_2R_3r_3$
و $r_1r_1R_2r_2r_3r_3$

ودرجة الاحمرار الثانية يمكن الحصول عليها بستة تراكيب وراثية مختلفة وهـــــى:

$r_1r_1R_2R_2r_3r_3$ و $r_1r_1r_2r_2R_3r_3$ و $R_1r_1r_2r_2R_3r_3$

$R_1R_1r_2r_2r_3r_3$ و $r_1r_1R_2r_2R_3r_3$ و $R_1r_1R_2r_2r_3r_3$. وهكـــذا
فى بقية درجات الاحمرار .

مما سبق يظهر أنّ العوامل المختلفة يمكنها أنْ تُعطِى نفس الأثر ، وانّ هذا الاثـر يبدو متجمعا Cumulative . وبفرض عدم وجود أثر للبيئة فى تحويـــر اللون فى الفئات المظهرية المختلفة فإن قُدرة العين البشرية محدودة فى تمييـــز الفروق الضئيلة فى اللون الأحمر بين هذه الفئات المظهرية المتعددة ، ويصبـــح من المستحيل إدراك هذه الفروق عند انعزال ٤ أو ٥ أو أكثر من أزواج الجينـــات التى تتحكم فى طبيعة توارث هذه الصفـــــة .

مما سبق يتضح لنا كيف ينشأ التباين الوراثى المستمر من التباين غير المتقطع كما أن الوصول الى درجة الاستمرارية الكاملة يتم عن طريق تداخل عوامل غير وراثية ممـا يزيد فى درجة تداخل الفئات الوراثية المختلفـــــة .

إنّ المثال السابق هو أحد الأمثلة التقليدية التى ساعدت كثيرا على تضييـــــق الفجوة فى تفهم طبيعة توارث الصفات الكمية والصفات الوصفية . إن نظرية الجينـــات المتعددة توضح لنا الآن كيفية نشأة التباين المستمر المُميِّز للصفات الكمية الحقيقية. وتوجد طريقة تقريبية لتقدير عدد المواقع الجينية لصفة شبيهة بالكمية quasi-quantitative trait وذلك عن طريق تقدير نسبة أفراد الجيل الثانـــــى (الناتج من تلقيح أفراد الجيل الأوّل F_1 الهجينه مع بعضها) لاحد الأبوين الأصيلين ، كما يتضح من الجدول التالـــــى (جـــدول ٥ ــ ٢).

جدول (٥–٢) : نسب النسل فى الجيل الثانى المشابه لأحد الأبوين فى حالة أنعزال ن من الجينات .

عدد المواقع الجينية	1	2	3	...n
نسب الجيل الثانى F_2 المشابهة لأحد الأبوين	$\frac{1}{4}$	1/16	1/64	$(\frac{1}{4})^n$

ملحوظة هامة :

يفترض أن هذه الجينات مستقلة التوزيع ، ولا يسرى ذلك فى حالة وجود ارتباط ، وهو المتوقع عادة فى حالة البوليجينات .

الباب السادس

مكونات التباين المظهرى للصفات الكمية
Components of Phenotypic Variance

إنّ التباين المشاهد بين أفراد أى عشيرة من عشائر الكائنات الحية عند قياس صفاتها الكمية قد يتسبب بواسطة اختلافات وراثية بين الافراد وكذلك بواسطة الاختلافات البيئية ، وفى كثير من الأحيان نتيجة للتداخل بين التركيب الوراثى والبيئة . ويحدث التداخل عندما تسلك التراكيب الوراثية سلوكا مختلفا فى البيئات المختلفة ، لذلك فإنّ التوقعات الكمية الدقيقة لا يمكن حسابها إذا أخذنا فى الاعتبار التأثير الوراثى والتأثير البيئى منفصلين عن بعضهما . وتجزئة التباين المشاهد فى أى صفة كمية (قياسية) إلى مكوناته يتم عادة من خلال الطرق الاحصائية المعروفة باسم (تحليل التباين Analysis of variance (ANOVA) والمعروضة فى كثير من المراجع الاحصائية . إلاّ أننا هنا سوف نتناول التباين المظهرى Phenotypic variance (والذى يرمز له بالرمز V_p or σ_p^2) للصفات الكمية — من وجهة نظر وراثية ، باعتباره يتكون من ثلاثة مصادر رئيسية للتباين :

أ — تباين وراثى Genetic variance V_G

ب — تباين بيئى Environmental variance V_E

جـ — تباين نتيجة التداخل بين التركيب الوراثى والبيئة Genotype - environment interaction V_{GE}

لذلك يمكننا وضع المعادلة التالية لتحديد مكوّنات التباين المظهرى :

$$V_P = V_G + V_E + V_{GE}$$

وجميع الدراسات الوراثية الكمية تأخذ فى الاعتبار تقليل أثر التباين البيئى بقدر الامكان ،حتى يمكن فصل وتحديد كمية ومكونات التباين الوراثى وكذلك تباين التداخل .

التباين البيئى : Environmental variance

من المعروف أنّ أىّ كائن حىّ يوائم نفسه ويستجيب بصورة ثابتة لظروف البيئة التى يعيش فيها . وتشمل البيئة فى معناها الواسع كل العوامل الخارجية التى تؤثر فى تعبير أىّ تركيب وراثى Genotype . وأى وصف وراثى لعشيرة ما من الحيوانات أو من النباتات أو من الآدميين لا بد أن يأخذ فى الاعتبار كل ملابسات البيئة التى يعيش فيها والتى يُعبَّر عنها بالتباين البيئى . وقد يشمل التباين البيئى تلك العوامل المتغيرة بوضوح مثل النمو فى أماكن مختلفة أو فى سنوات مختلفة ،أو تلك العوامل الأقل وضوحا مثل البيئات الأمية المختلفة ،والترتيب المختلف فى تتابعات الولادة أو الاختلافات بين الظروف التى يتعرض لها أحد جانبى جسد الكائن دون الآخر .

ومن الناحية الاحصائية فان التباين البيئى (V_E) يشمل كل التباين الذى لا يعزى مباشرة لانعزال الجينات — ولهذا يطلق عليه أحيانا اسم التباين اللاوراثى (non-genetic variance) . ويشمل التباين البيئى مكونين رئيسيين :

١) جزء لا يمكن السيطرة عليه (intangible) ويسمى من الناحية الاحصائية الخطأ (Error) وكذلك التفاعل بين الظروف البيئية والامكانيات الوراثية .

٢) جزء يمكن السيطرة عليه والتحكم فيه controlable ، وعادة تصمم التجارب الوراثية بحيث يمكن تقليل هذا الجزء من التباين البيئي إلى أقصى حدٍّ ممكن .

ويمكن تجزئة التباين البيئي الأخير إلى مكوناته حسب أهمية كل جزء منه :

فعلى سبيل المثال – التباين فى الوزن عند الولادة للثدييات، وجد أنه يتوقف إلى حدٍّ كبير على ظروف البيئة وبخاصة ظروف التغذية والصحة الخاصة بالأم . والنتائج التالية توضح مكوّنات التباين المظهرى (V_p) لوزن الاطفال عند الولادة فى الانسان .

النسبة المئوية	مصدر التباين	
٢٤	بيئة الأم	Maternal evironment
٢٠	التركيب الوراثى للأم	Maternal genotype
١	عمر الأم	Age of mother
٧	ترتيب الطفل	No.of child
٣٠	خطأ	Error
١٨	التركيب الوراثى للطفل	Genotype of the baby

يلاحظ أنّ بيئة الأم قد ساهمت في جزء من التباين أكثر من التركيب الوراثي للطفل كما يلاحظ أيضا أنّ التباين البيئي (الخطأ) الذي لا يمكن السيطرة عليه قد ساهم اكثر في التباين الكلي •

قياس التباين البيئي :

يمكن بطريقة سهلة قياس مُعَدّل التباين البيئي في العشائر التي لا يوجد بها تباين وراثي كما هو الحال في التوائم الصنوية Identical twins وكما في النسل الناتج خضريا من نبات واحد • وفي مثل هذه الحالات فإنّ التباين الوراثي genetic variance(V_G) يساوى صفرا • والتباين المظهرى (V_P) يساوى التباين البيئي ($V_P = V_E$).

كما أنّ هناك عشائر ضعيفة أو قليلة التباين الوراثي يمكن استعمالها بسهولة كوسيلة لتقدير كمية التباين البيئي ، ومن ذلك :

١ ـ السلالات النقية Pure lines

٢ ـ الهجن بين السلالات النقية Hybrids between indreds

ويجب ملاحظة أنّ استعمال العشائر المتماثلة وراثيا Genetically uniform populations يؤدى إلى تقديرات مختلفة لكمية التباين البيئي • فمثلا هُجُن الذرة أظهرت درجة من التباين البيئي تقل بمقدار ٣٠٪ من درجة التباين البيئي للسلالات النقية الابوية لهذه الهَجَن • ويحدث ذلك بالرغم من أنّ مكونات التباين الوراثي لكليهما متطابقة • ويعزى ذلك إلى أنّ السلالات النقية (أو المرباة داخليا) inbred lines أكثر حساسية للتأثر بظروف البيئة بالمقارنة بالهجن الناتجة منها والتي غالبا ما تظهر ثباتا أكثر ضد هذا التباين (أنظر الامثلة

فى جزء لاحق) ٠

التباين الوراثى Genotypic Variance:

قد ينشأ التباين الوراثى (V_G) كأحد أسباب الاختلافات المظهرية بين أفراد العشيرة (أو العشائر) من مصادر عدة :

١ ـ الانعزال المتزامن لعدد من الجينات تسيطر على الصفة الكمية ٠

ب ـ تداخل أثر هذه الجينات مع بعضها أو مع جينات أخر non-allelic interactions قد يكون لها تأثير غير مباشر على الصفة الكمية تحت الدراسة ٠

جـ ـ بعض الجينات المؤثرة على الصفة الكمية قد تؤدى إلى تأثيرات تراكمية (إضافية) additive effects على هذه الصفة ، ومن ثم فإن احلال (أو استبدال) substitution أليل محل آخر فى موقع زوج من الجينات قد يتمشى مع زيادة أو نقص فى القيمة المظهرية phenotypic value للصفة ، فعلى سبيل المثال لو أن $A_1 A_1 = 4$ و $A_1 A_2 = 5$ و $A_2 A_2 = 6$ وحدة قياسية للصفة ، فى هذه الحالة نجد أن الاعداد تدل على القياسات التى فيها إضافة الأليل A_2 يسبب قيمة قدرها وحدة قياس واحدة ٠

د ـ قد تكون اسهامات الأليلات الخاصة بعدد من الجينات المؤثرة فى الصفة الكمية أيضا ذات تأثيرات تراكمية (كما لاحظنا ذلك فى حالة تراكم اللون الاحمر لحبوب القمح التى سبقت الاشارة اليها) ٠

هـ ـ التداخل الاليلى allelic interactions بين أليلات الجين الواحد قد يعطى ما يسمى بتأثيرات السيادة dominance effects .

وفى هذه الحالة فإنّ وجود أليل معين واحد قد يسبب ظهور شكل مظهرى معين للصفة ـ على سبيل المثال : $A_1A_1 = 4$, $A_1A_2 = 6$, $A_2A_2 = 6$ وهنا يجب ألا نخلط بين هذه التداخلات بين الاليلية وكذلك التراكمية additive ، وتلك التى تحدث بين الجينات المختلفة المتحكمة فى الصفة الكمية . وتلك الاخيرة يطلق عليها التفوق Epistasis أوكما سبق non-allelic interactions .
وفى هذه الحالة نجد أنّ التعبير المظهرى المتسبب عن زوج واحد من الجينات يعتمد على الاليلات الاخَر الخاصة بجينات أخَر ، على سبيل المثال التركيب الجينى Aa قد يعطى تأثيرا تراكميا فى وجود الجين BB ، ولكنه قد يظهر درجة من السيادة فى وجود bb.

و ـ التداخلات اللاأليلية : Non- allelic Interactions

فى هذا الطراز من التباين الوراثى ، يتوقف استبدال أليل بآخر على الاليلات الموجودة فى مواقع جينية أخرى فى النظام الوراثى .
وهذه التداخلات اللا أليلية بالنسبة لموقعين جينيين قد تكون من ثلاثة أنواع :

(١) أصيل x أصيل homozygote x homozygote مثلا aa أو AA مع BB أو bb وهذا الطراز من التباين قابل للثبات

(fixable variance) مثل التأثير الرئيسى لاستبدال الجين ، ويمكنة أن يساهم فى الفروق الكمية بين السلالات النقية ، كما أنه ذو أهمية فى الانتخاب .

(٢) النوع الثانى هو مدى تغيّر درجة السيادة المشاهدة لزوج من الجينات A - a طبقا للتركيب الوراثى bb أو BB فى الموقع الثانى .
وبالمثل قد تمتد السيادة بين b - B على كون التركيب الوراثى للموقع الاول اما AA أو aa [homozygote x heterozygte] والعكس.
(٣) إنّ تعبير الخليط Bb قد يتوقف على وجود خِلْط مثل (Bb) فى الموقع الثانى ،والعكس صحيح .
والتداخلات اللا أليلية من الطرازين الثانى والثالث غير القابلة للتثبيت (unfixable variance) . إلاّ أنها تلعب دورا هاما فى ظهور قوة الهجين Heterosis .
وعند ما يشمل النظام الوراثى المتحكم فى الصفة الكمية تداخلات لاأليلية بين جينات لثلاث مواقع وراثية أو أكثر تزداد شدة وتعقيدات هذه التداخلات، إلاّ أنّ اشد أنواع التداخلات تعقيدا هى التى تنشأ من التداخلات بين التراكيب الوراثية الخليطة [heterozygote x heterozygote].

ويشار إلى هذه الطُّرز من التداخلات اللا أليلية فى التباين المستمر للصفات الكمية بمصطلح عام كمجموعة واحدة ويسمى التفوق (Epistasis) .

التباين نتيجة التداخل اللا أليلى : Nonallelic Interaction Variance

سبق أن أشرنا الى أنّ المكوّن الوراثى من التباين المشاهد فى توارث

الصفات الكمية قد يشمل جزءا يُعزَى إلى التداخل بين تأثير أليلات الجينات المختلفة المتحكمة فى الصفة الكمية تحت الدراسة • وتعتمد الخصائص الأساسية لهذا النوع من التباين على إمكانية تقسيمه الى مكوناته :

أولا : يُقَسّم طبقا لعدد الجينات المتداخلة إلى :

أ ـ التداخل بين زوجين من الجينات Two-factor interaction .

ب ـ التداخل بين ثلاثة أزواج من الجينات Three-factor interaction أو أكثر •

ولما كان التداخل بين عدد كبير من الجينات قد يساهم بقسط قليل فى التباين ، لذلك يمكن تجاهله فى كثير من الأحيان • ولإيضاح الأساس العلمى لهذا النوع من التباين ، سوف نتناول النوع (أ) بشيء من التفصيل فيما بعد •

ثانيا : التقسيم الثانى لتباين التداخل ، يعتمد على كون التداخل يشمل القِيَم التربوية breeding values أو انحرافات السيادة •

لذلك يوجد ثلاثة أنواع من التداخلات ثنائية الجين (كما سبق الاشارة إليها) •

أ ـ التداخل بين قيمتين تربويتين breeding values وهو يعطى تباين تأثير تراكمى × تراكمى additive x additive ويرمز له ب (V_{AA})

ب ـ التداخل بين القيمة التربوية لموقع وراثى والسيادة فى موقع آخر، وهذا يعطى تباين تأثير تراكمى × انحراف سيادى

add. x dom. يومز له بـ (V_D) وهذا التباين غير قابـــل للثبات .

جـ ـ التداخل بين الانحرافات السيادية لكلا الموقعين dominance × dominance ويرمز له بالرمز V_{DD} .

مما سبق يمكن وضع التباين نتيجة التداخل بين الجينات في صـــورة المعادلة التالية : $V_I = V_{AA} + V_{AD} + V_{DD} + \cdots$.

لكننا سوف نترك تفاصيل هذا النوع من التداخل للدراسات المتقدمـة ، لكن في التجارب البسيطة التي نعرضها هنا يترك هذا النـوع مـــن التباين مع المكون السيادي ويشار إليهما معا تحت اسم " التبايـــن الوراثي اللا تراكمي non-additive genetic variance " .

التداخل بين التركيب الوراثي والبيئـة :

يجب أن تدخل البيئة في الاعتبار في كل الحالات فيما عدا حـالات خاصة وقليلة جدا ، حيث أنّ جميع الصفات تُظْهر تباينا غير وراثي . والاستثناء الوحيد هو صفة تكوين المولدات Antigen production . وهنا قد يكـون الكم quantity وليس الكيف specificity في الانتجيـــن هو المعرّض لتاثيرات لاوراثية .

ويمكن تمييز المكونات الوراثية واللا وراثية للتباين المستمر ـ المميز للصفات الكمية من بعضها البعض بواسطة الاختبارات التربية ومن ثم فتاثير البيئـــة هو أحد العوائق الأساسية في التحليل الوراثي الكمي ، وهدفنا هنا أن نعزله جانبا أثناء التحليل ، بالرغم من أنّ مكوّن التباين اللا وراثي لا يمكن استبعاده .

كلية عند ما يتداخل كل من التركيب الوراثى والبيئة فى اظهار تأثير كل منهما للآخر •

وقد يتداخل التركيب الوراثى والبيئة معا بطرق عدة :

١ — قد تؤثر البيئة فى البنيان الوراثى لعشيرة ما بواسطة الضغط الانتخابى selection pressure • الذى تمارسه فى العشيرة ، وقد يُخِلّ هذا بالانعزالات الوراثية والتوافيق الجينية التى نتوقعها من نظرية وراثية فى عشائر تحت التجربة •

٢ — قد تغير البيئة أيضا فى البنيان الوراثى للعشيرة باستحداث تغيرات مستديمة فى المادة الوراثية • وهذه التغيرات قد تكون من نوعين :

أ — التأثير المطفر المعتاد والعام للإشعاع والمطفرات الكيماوية والملوثات البيئية •

ب — والنوع الثانى تأثير من طراز مختلف تماما • وقد اكتشفه العالم دورانت Durrant عام ١٩٥٨ • ويطلق عليه "تأثير دورانت Durrant effect" • فقد وجد أن نباتات الشعير لأصناف معينة • عند ما تنمى فى تربة تحتوى على توليفات من الأسمدة النيتروجينية والفوسفاتية والبوتاسية — لا تعكس فقط مجرد تأثيرات هذه المعاملات أثناء نموها، لكنها أيضا تنقل هذه التأثيرات لنسلها فى الأجيال المتعاقبة • وطبيعة هذا التغير غير معروفة •

٣ — وأخيرا فإنّ أهم طُرق التداخل •والذى يهمنا هنا •هو أنّ التركيب الوراثى للعشيرة والبيئة يتداخلا معا فى انتاج الاختلافات بين الافراد

والعائلات تحت الدراسة ،وذلك بتبادل الأدوار فيما بينهما أثناء النمو والتكوين والتمايز وذلك لتكوين تأثير تغير قابلة للانتقال عبر الأجيال ٠

وربما يمكن كشف هذه التداخلات بواسطة التباين اللاوراثى لصفة ما فى فرد أو عائلة ، حيث أنه يتغير بتغير التركيب الوراثى ٠ والتباين اللا وراثى لفرد ما أو عائلة ما قد يعكس الاختلافات فى البيئة الدقيقة التى يعيش تحتها أفراد عشيرة ما ٠

التباين نتيجة التداخل بين التركيب الوراثى والبيئة :

Genotype - environment interaction variance

أولا : فى حالة وجود تلازم Correlation :

فى معظم الأحيان يفترض عدم وجود تلازم correlation بين القيم الوراثية والبيئة للصفة تحت الدراسة ، وذلك مبنى على أنّ اهمال ذلك قد لا يؤثر بدرجة كبيرة على الاستنتاجات المستخلصة من تجزئة التباين إلى مكوناته ، لكن فى بعض الأحيان قد توجد صفات ـ مثل إنتاج اللبن فى الماشية ـ تُظهر علاقة بين الكفاءة الوراثية وكمية الغذاء التى تُعطَى للحيوان ٠ فى مثل هذه الحالة تستخدم المعادلة التالية لحساب قيمة التباين الناتج من هذا التلازم :

$$V_P = V_G + V_E + 22 \ cov_{GE}$$

ملحوظة : cov_{GE} = التباين للمشترك للبيئة والوراثة ٠

ثانيا : في حالة وجـــود تداخــــل : Interaction

عندما يوجد تداخل بين التراكيب الوراثية والبيئات التى تعيش تحــت ظروفها فان القيمة المظهرية للصفة تصبح: $P = G + E + I_{GE}$

وفي مثل هذه الحالة نجد أنّ مصدراً إضافيا قد دخل ضمن مكونـــات التباين للصفة ، وهذا يمكن التعبير عنه بالمعادلة التالية :

$$V_P = V_G + V_E + V_{GE}$$

مما سبق يمكن تقسيم التباين الوراثى الى مكوناته كما يتضح من المعادلة التالية :

$$V_G = V_A + V_D \quad V_I$$

حيث : V_A = تباين نتيجة التأثير التراكمى للجينات

Additive variance of genes

V_D = تباين نتيجة تأثير علاقات السيادة للجينات

Dominance variance

V_I = تباين نتيجة التداخل بين تأثير الجينـــات

Epistatic (or interaction) variance

ومن ثمّ يمكن التعبير عن التباين المظهرى الكلى للصفة الكمية طبقا للمعادلة التالية :

$$V_P = V_A + V_D + V_I + V_E + V_{GE}$$

ويمكن تقدير قيم مكونات التباين المظهرى الموضحة فى المعادلــــة السابقة فى التجارب المصممة لذلك • فاذا افترضنا — على سبيل المثال — أنّ الاطقم الجينية كانت متطابقة لجميع الافراد فى تجربة ما فيعنى ذلــك أنّ التباين المشاهد فى هذه العشيرة كله متسبب عن الاختلافات البيئية ، ومن ثم فأنّ :

$$V_P = V_E$$

مثــال : فى الدروسوفلا ميلا نوجاستر ، قام العالم روبرتسون F.Robertson (١٩٥٧) باجراء عدة تجارب لتجزئة التباين المظهرى الى مكوناتــه من التباين الوراثى والتباين البيئى للعديد من الصفات الكمية فـــى هذه الحشرة •

والنتائج المبينة فى الجدول (٦—١) خاصة بالصفة " طول القفــص الصدرى "thorax length بوحدات قياس $\frac{١}{١٠٠}$ ملليمتركتعبيرعــن حجم الجسم • ولقد تم قياس التباين المظهرى فى كل من عشيرة غير متماثلة وراثيا genetically mixed population ومتزاوجة عشوائيـــــا ، وعشيرة متماثلة وراثيا genetically homogenous population مكونة مـــن الجيل الاول (F_1) لثلاثة هُجُن بين سلالات مربـــاة تربية داخليــة عالية . highly inbred lines

وتمثل العشيرة الاولى التباين الوراثى والبيئى معا ، بينما تمثل الثانيــة التباين البيئى فقط • ومن ثمّ فبالطرح يمكن الحصول على التباين الوراثـــى •

جدول (٦ـ١) فصل التباين الوراثي عن التباين البيئى من التباين المظهرى الكلى •

Population	Var.components		Observed var.
Mixed	$V_G + V_E$		0.366
Uniform	V_E		0.166
Difference	V_G		0.180
	V_G/V_P	=	0.180/0.366=49%

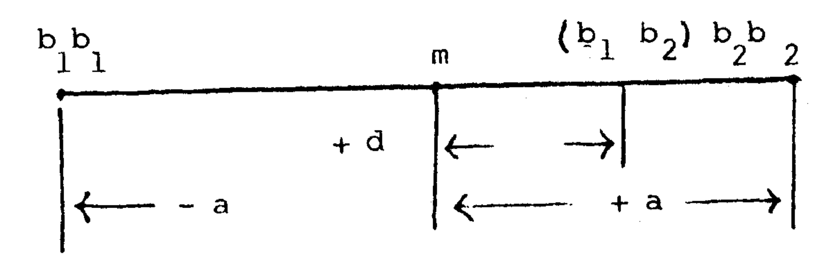
وتبين بيانات الجدول السابق أنّ ٤٩ ٪ من التباين الكلى للصفة فى العشيرة غير المتماثلة وراثيا يعزى إلى اختلافات وراثية و ٥١٪ إلى اختلافات لا وراثية •

وسوف نتناول فى الاجزاء التالية الاسس التى بنى عليها تجزئة التباين المظهرى الكلى إلى مكوناته المختلفة والتى سبق الاشارة اليها • ويرجع الفضل فى ذلك الى عالم الوراثة البيومترية Biometrical Genetics كينيث ماذر Kenneth Mather (١٩٤٩ و ١٩٧١).

عند ما تتوفر لدى الباحث سلالات نقية يفترض أنها أصيلة لجينات كمية ، فإنه يمكن تقدير مكونات التباين المختلفة للصفة الكمية وذلك بتقدير التباين فى الآباء والاجيال التالية وكذلك أجيال التهجينات الرجعية • وتعتمد هذه التقديرات على تحليل مكونات التباين التى يوفرها كل من هذه الاجيال

ولما كان الجيل الاول (F_1) الناتج من تهجين سلالتين نقيتين متماثلا وراثيا genetically uniform ، فإنّ التباينات المظهرية لكل من الابوين والجيل الاول يمكن استعمالها كتقديرات للتباين البيئي (والذى يفترض أنه التباين الوحيد فى هذه الاجيال). ولما كان من المتوقع أن تكون قيمة متوسط الجيل الأول ($\bar{F}_1$) فى المنتصف تماما بين قيم متوسطات الابوين ، لو كانت التاثيرات الوراثية للجينات ذات طبيعة تراكمية additive فإنّ الانحرافات عن متوسط الأبوين mid-parent value ($\bar{MP}$) تشير الى وجود تأثيرات سيادة dominance effects .

ويبين الرسم التخطيطى (الشكل ٦-١) هذه العلاقات لثلاثة طُرُز جينية لموقع وراثى واحد .



(شكل ٦-١) : العلاقات الكمية لثلاثة طرز جينية لموقع وراثى واحد .

وفى الوضعيات (notations) المقترحة تمثل القيمه d الانحراف عن قيمة متوسط الأبوين (m) الناتج عن تأثير السيادة ، وقد يكون تأثير السيادة إما ناحية الابّ ذى القيمة العالية $b_2\ b_2$ أو ناحية الابّ ذى القيمة المنخفضة ($b_1\ b_1$). فاذا بدأنا من نقطة

متوسط الأبوين ولتكن النقطة m (الشكل ٦-١) وهى نقطة البداية الطبيعية لكل القياسات فإنّ التزايد أو التناقص فى اتجاه أيٍّ من الأبوين الاصليين يمثل قيمة تراكمية (additive increment) ، يرمز لهـا بالقيمة a . وبناء على ذلك نجد أنّ الفرق بين قيمة كل من الأبوين يساوى (2 a) ، فإذا كانت السيادة كاملة فان (d = a) ، وتكون القيمة المظهرية للطراز الجينى الخليط heterozygote (b_1 b_2) متطابقة مع القيمة المظهرية لـ b1 b1 أو b2 b2 . ومن ثم يمكن حساب قيمة السيادة من المعادلة :

درجة السيادة

$$\text{Degree of dominance} = \frac{d}{a} = 1$$

(note : $m = \frac{1}{2} (b_1 b_1 + b_2 b_2)$)

وقد تكون القيمة ١ موجبة أو سالبة طبقا لاتجاه تأثير الأليل السائد . وهنا يفترض عدم وجود أى تأثير لأية جينات أُخَر على الصفة تحت الدراسة .

أما اذا كانت السيادة غائبة ، فانّ العلاقة بين هذين الأليلين b1 و b2 تكون تراكمية كلية completely additive ، وفى هذه الحالة نجد أن درجة السيادة تساوى صفرا ، أى : (d = 0)

وهنا نجد أنّ متوسط القيمة الكميه للتركيب الوراثى (b_1 b_2) تقع تماما عند منتصف المسافة بين الأبوين mid-parents ، ومن ثم فان قيمة 2a (±2) يمكن اعتبارها التأثير التراكمى additive effect

الناتج عن استبدال احد الاليلين .

أما إذا كان للتركيب الوراثي الخليط ($b_1\ b_2$) قيمة منحرفة عن النقطة (m) ،لكنها لا تصل إلى مستوى قيم أيٍ من التركيبين الاصليين $b_1\ b_1$ أو $b_2\ b_2$ ، ففي هذه الحالة نجد أن قيمة (d) تأخذ الاتجاه السالب او الموجب ($\pm$ d) ويعني ذلك وجود درجة من السيادة غير التامة .

مما سبق يتضح إمكانية تقدير مدى التراكمية (a) additivity لتأثير الجينات المتحكمة في الصفات الكمية من قياسات الانحراف عن متوسط الجيل الاول (F_1: $b_1\ b_2$) لايٍ من الأبوين ،أو بتنصيف الفرق بين الابوين . لكن في التهجينات الواقعية ،نجد أنّ أيّ صفة كمية تقع تحت السيطرة الوراثية لعدد كبير من المواقع الجينية . فاذا كانت قيمة متوسط الجيل الاول الناتج F_1 تنطبق تماما مع قيمة متوسط الابوين (النقطة m في الشكل ٦ ـ ١) فلا يجب أن نعتبر ذلك دليلا قاطعا على التراكمية additivity ، بل ربما يكون ذلك نتيجة تأثيرات من السيادة لمواقع جينية مختلفة يُلغِي بعضها البعض ،فعلى سبيل المثال من الممكن أن يكون للتركيب الوراثي ($b_1\ b_2$) في الموقع الجيني الاول تأثير سائد في الاتجاه الموجب (+ direction) بينما يكون للتركيب الوراثي ($c_1\ c_2$) في الموقع الجيني الثاني تاثير سائد في الاتجاه السالب (-direction) ، ومن ثم فالتاثير السيادي لكلٍّ منهما قد يُلغِي بعضه البعض مما يعطي عند التقدير الكمي صورة غير حقيقية لوجود أثر تراكمي لفعل الجينات تحت الدراسة . ولحل

هذه المشكلة اقترح عالم الوراثة البيومترية كيثيث ماذر استعمال المصطلح
" المحصلة السيادية للجينات "Potence ratio of genes
بدلا من درجة السيادة (Degree of dominance) . ومصطلح
المحصلة السيادية يستعمل فى حالة دراسة الجينات المتعددة polygenes
والتى تتحكم فى الصفة الكمية . أما درجة السيادة فتستعمل فقط فى حالة
الصفة الكمية المحكومة بجين واحد فقط ، وهذا يندر فى معظم الاحيان .
لكن فى هذه الحالة نجد أنّ درجة السيادة تنطبق مع المحصلة السيادية .
ومن الناحية النظرية ــ تتراوح قيمة المحصلة السيادية Pot. ratio
ما بين صفر إلى ما نهاية . فاذا كان للمحصلة السيادية قيمة دلّ ذلك
على وجود سيادة للجينات فى نفس الاتجاة ، ولكن إذا كانت قيمة المحصلة
السيادية صفرا ، فان ذلك لا يعنى بالضرورة غياب السيادة .
وبناءً على ما سبق يمكن تقدير مكوّنات السيادة والتراكمية من تباينات
الجيل الثانى وما يتبعه من أجيال طبقا للطرق التى وضعها ماذر Mather
(١٩٤٩ وما بعدها) .

فكما ذكر سابقا ، فإنّ التباين المظهرى Phenotypic variance داخل
السلالات النقية (مثلا $b_1 b_1$ و $b_2 b_2$) وكذلك داخل الجيل
الأول الناتج بينهما ($b_1 b_2$) F_1 يكون بيئيا . ومن ثم فالتباينات
المظهرية لسلالات الآباء النقية (V_{P2} و V_{P1}) ، وكذلك
تباين الجيل الاول (V_{F1}) تخدم فى تقدير كمية التباين البيئى (V_E) .
وحيث انّ انعزالات الجيل الثانى F_2 segregations هى :

فاذا فرضنا أنّ قيمة كل تركيب وراثى تنحرف عن قيمة متوسط الأبوين (m) mid - parent value كما هو موضح فى النظام المشار إليه فى الشكل السابق ،عند ئذ تكون القيمة المظهرية للجيل الثانى F_2-value كالآتى :

$$F_2\text{-phenotypic value} = \tfrac{1}{4}(-a) + \tfrac{1}{2}(+d) + \tfrac{1}{4}(+a) = \tfrac{1}{2}d$$

ومن ثمّ فإنّ ما يساهم به كل تركيب وراثى فى التباين الكمى للصفة هو مربع انحرافه عن قيمة متوسط الأبوين (m) مضروبا فى تكراره $f(x - \bar{x})^2$ عندئذ نجد أن التباين الكلى للجيل الثانى (total F_2 variance جميعه وراثى فى المثال الحالى) يكون :

$$V_{F_2} = \tfrac{1}{4}(-a-\tfrac{1}{2}d)^2 + \tfrac{1}{2}(d-\tfrac{1}{2}d)^2 + \tfrac{1}{4}(a-\tfrac{1}{2}d)^2$$
$$= \tfrac{1}{4}(a^2 + ad + \tfrac{1}{4}d^2) + \tfrac{1}{2}(\tfrac{1}{4}d^2) + \tfrac{1}{4}(a^2 - ad + \tfrac{1}{4}d^2)$$
$$= \tfrac{1}{2}a^2 + \tfrac{1}{4}d^2$$

فإذا رمزنا لـ a^2 بالرمز A ولـ d^2 بالرمز D
وللمكون البيئى V_E بالرمز E
فانه يمكن وضع معادلة التباين المظهرى الكلى للجيل الثانى كالآتى :

$$(V_{F_2}) = \tfrac{1}{2}A + \tfrac{1}{4}D + E$$

حيث A و D و E تكون ممثلة للتباينات التراكمية والسيادية والبيئية على التوالى .

وبالمثل يمكن بيان أنّ التباين الكلى فى عشيرة النسل الناتج من التلقيح الرجعى backcross (BC) للأبّ الاول $V_{B_1} = F_1 \times P_1$ أو مِنْ التلقيح الرجعى للأبّ الثانى $V_{B_2} = F_1 \times P_2$ يساوى لكل منهما على حده :

$$\boxed{V_{B_1} = \tfrac{1}{4} A + \tfrac{1}{4} D + E}$$

$$\boxed{V_{B_2} = \tfrac{1}{4} A + \tfrac{1}{4} D + E}$$

ولكليهما معا يساوى :

$$\boxed{V_{B_1} + V_{B_2} = \tfrac{1}{2} A + \tfrac{1}{2} D + 2 E}$$

ولحساب درجة السيادة degree of dominance (أو المحصلة السيادية potence ratio) نستعمل المعادلة التالية :

$$\frac{d^2}{a^2} = \sqrt{\frac{D}{A}}$$

ويمكن تلخيصُ مكَوّنات التباين خلال الاجيال المتعاقبة لتلقيح كما فى الجدول (٦ ــ ٢) .

جدول (٦ـ٢) : مكونات التباين للقياسات الكمية فى الاجيال المختلفة :

تباين الاب الاول	$V_{P1} = E$
تباين الاب الثانى	$V_{P2} = E$
تباين الجيل الاول	$V_{F1} = E$
تباين الجيل الثانى	$V_{F2} = \frac{1}{2} A + \frac{1}{4} D + E$
تباين جيل التلقيح الرجعى للاب الاول	$V_{B1} = \frac{1}{4} A + \frac{1}{4} D + E$
تباين جيل التلقيح الرجعى للاب الثانى	$V_{B2} = \frac{1}{4} A + \frac{1}{4} D + E$
تباين التلقيحين الرجعيين معا	$V_{B_1} + V_{B_2} = \frac{1}{2} A + \frac{1}{2} D + 2E$

عن سميث (١٩٣٩) .

والمثال التقليدى التالى يوضح كيفية حساب مكونات التباين لصفة طول الزهرة فى تهجينات بين نوعى الدخان *Nicotiana langsdorfii* / *N. sandera* ولاستبعاد التأثيرات المتضاعفة multiplicative للجينات المتحكمة فى هذه الصفة الكمية ءاستعمل الباحث لوغاريتم القياسات الفردية المتحصل عليها (الجدول ٦ـ٣) .

جدول (٦ـ٣) : نتائج التهجين بين نوعين من الدخان يختلفان في طول الزهرة :

الأجيال	عدد الأفراد	المتوسط	التباين	
P_1(*N. sandera* (S)	47	1292	48	
P_2(*N. langsdorfii* (L)	62	37	32	
F_1(S x L)	38	742	46	
B_1(F_1 x S)	24	1045	99	85.5
	91	1085	72	
B_2 (F_1 + L)	159	317	90	98.5
	120	312	107	
F_2 (F_1 + F_1)	139	568	125	130.5
	238	729	136	

ولإجراء التحليلات نتّبع الخطوات التالية :

١ — التباين البيئى هو المكون الوحيد الموجود فى الآباء والجيل الأول ، لذلك فإنّ هذا التباين يقدّر من متوسط تباينات هذه الأجيـــال

$$\therefore \; E = (V_{P1} + V_{P2} + V_{F1})/3 = (48 + 32 + 46)/3 = 42$$

٢ — لاستخراج التباين التراكمى additive variance والتباين السيادى dom. variance نطرح قيمة E من تباين الجيل الثانى V_{F_2} و 2E من مجموع $\sum (V_{B1} + V_{B2})$:

$$V_{F_2} - E = \tfrac{1}{2} A + \tfrac{1}{4} D + E - E$$

$$= \tfrac{1}{2} A + \tfrac{1}{4} D = 130.5 - 42.0 = 88.5$$

$$(V_{B1} + V_{B2}) - 2E = \tfrac{1}{2} A + \tfrac{1}{2} D + 2E - 2E$$

$$= \tfrac{1}{2} A + \tfrac{1}{2} D = 184 - 84 = 100$$

٣ — يمكن بعد ذلك حل المعادلتين السابقتين مع بعضهما بضرب حدى المعادلة الأولى فى ٢ وطرح واحدة من الأخرى :

$$A + \tfrac{1}{2} D = 177.0$$

$$\tfrac{1}{2} A + \tfrac{1}{2} D = 100.0$$

$$\tfrac{1}{2} A = 77.0$$

$$\therefore \; A = 2 \times \tfrac{1}{2} A = 154.0$$

وباحلال قيمة المكون التراكمى A فى أى معادلة من السابقتين يعطى قيمة D = 46 .

٤ - لما كانت $D = d^2$ و $A = a^2$ ، كما سبق أن أوضحنا ،
إذن درجة السيادة (أو المحصلة السيادية) تحسب كالآتى :

$$\frac{d}{a} = \sqrt{\frac{D}{A}} = \sqrt{\frac{46}{154}} = 0.55$$

مما سبق يلاحظ أنه توجد درجة من السيادة لكنها غير تامة ، مما يتفق مع الملاحظة التى تتضح من مقارنة متوسط الجيل الأول (F_1) (٧٤٢) وهو أكبر قليلا من قيمة متوسط الأبوين MP - value وهو (٥ر٦٦٤) . وبمعرفة القيم D و A يمكننا حساب مكونات التباين المظهرى للجيل الثانى :

V_A	=	$\frac{1}{2}$ A	=	77.0
V_D	=	D	=	11.5
V_E	=	E	=	42.0
V_P			=	130.5

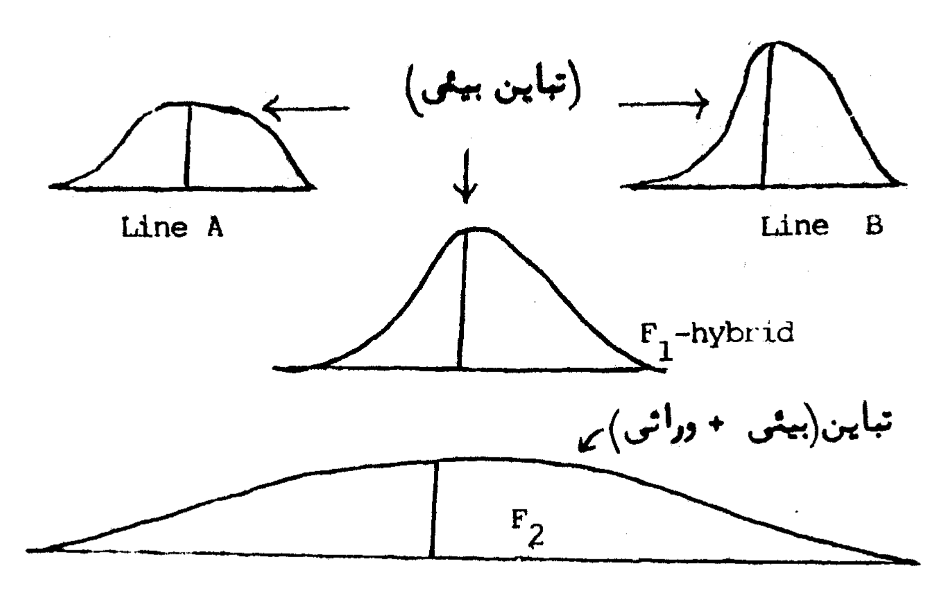
والمثال السابق لم يأخذ فى الاعتبار التباين الناتج من التداخل بين التراكيب الوراثية والبيئية genotype-environment interactions أو بين التداخلات اللا أليلية non-allelic interactions . ويمكن الرجوع إلى مثل هذه التفاصيل فى مراجع الوراثة الكمية وخاصة مراجع ماذر Mather وهيمان Haymán وهالدين Haldane وكمبثورن Kempthorne .

طريقة التباين لتقدير عدد الجينات المتحكمة فى صفة كمية :

Variance method for estimating number of genes controlling a quantitative character :

تتطلب هذه الطريقة عدة شروط سوف نعرضها فيما بعد .

عشيرة ما ، على سبيل المثال ، سلالة line أو قطيع breed أو صنف variety ، سلالة نقية pure line أو تحت نوع subspecies ٠٠٠٠ إلخ يتكون من عدد من الأفراد غالبا ما تكون متشابهة في تكوينها الوراثى بالمقارنة بنوع ما species من الأنواع • ومن المعروف أنّ التباين المظهرى عادة ما يظهر فى مجموعة من الكائنات حتى لو كانت توائم صنوية • وكل هذا التباين الموجود داخل السلالات النقية - من الواضح أنه ذو أصل بيئى • والتلقيحات بين سلالتين نقيتين تعطى جيلا أولا F_1 يكون من الناحية الوراثية متماثلا فى كل الأفراد الذين يتكون منهم هذا الجيل • ومن ثمّ فالتباين المظهرى بين أفراد الجيل الاوّل F_1 غير وراثى ومن مصدر بيئى • وعندما يتكون الجيل الثانى F_2 فإنّ التوافيق الجينية يُعادُ ترتيبها فى توافيق جديدة فى أفراد الجيل الثانى • ويترتب على ذلك أنّ كمية التباين فى الجيل الثانى تكون أكبر بكثيرجدا من الجيل الاوّل الذى نشأ منه والتباين المظهرى الكلى فى الجيل الثانى يتكوّن من أصل بيئى وآخر وراثى •



وفى الصفات الكمية نجد أنّ متوسط الصفة فى عشائر الجيل الاوْل والجيل الثانى تميل لانْ تكون وسطاً بين متوسطى العشيرتين الابَويتين • وإذا فُرِض عدم تغير فى الظروف البيئية من جيل للذى يليه ،عند ئذ نجـــد أنّ التباين البيئى environmental variation فى الجيل الثانى يجب أن يكون تقريبا مماثلا لتباين الجيل الاوْل • وفى هذه الحالـــة فالزيادة فى كمية التباين المظهرى الكلى فى الجيل الثانى تعزى فى هـذه الحالة إلى أسباب وراثية •

وبناء على ذلك فإنّ التباين الوراثى (σ^2_{GF2}) للجيل الثانـــى يساوى التباين الكلى للجيل الثانى (σ^2_{PF2}) مطروحا منه التبايـــن المظهرى للجيل الاوّل (σ^2_{PF1}) كما يتضح من المعادلة التاليـــة :

$$\sigma^2_{GF2} - \sigma^2_{PF1}$$

ويمكن التعبير عن التباين الوراثى للجيل الثاني بالمعادلة التالية :

$$\sigma^2_{GF_2} = (a_2\ N)$$

حيث a = مدى مساهمة كل أليل فَعّال

و N = عدد أزواج الجينات المتحكمة فى الصفة الكمية تحت الدراسة •

ويمكن تقدير قيمة a من المعادلة : $a = D/2N$

حيث D = الفرق بين متوسطى الابَوين •

وبإحلال هذه القيم لتقدير قيمة a نجد الاتى :

$$\sigma^2_{PF2} - \sigma^2_{PF1} = \sigma^2_{GF2} = a^2N/2 = D^2/8N$$

ومنها نجد أنّ :

$$N = \frac{D^2}{8(\sigma^2_{PF_2} - \sigma^2_{PF_1})}$$

والمعادلة السابقة من البساطة بمكان ، حيث يُفترض لامكان تطبيقهـــا الشروط التالية :

١ ـ أنّ تساهم كل الجينات بطريقة تراكمية وبِقِيَم متساوية فى مظهر الصفة .
٢ ـ عدم وجود ارتباط بين الجينات .
٣ ـ عدم وجود أثر للسيادة .
٤ ـ عدم وجود تداخل بين الجينات المتحكمة فى الصفة .

وبالرغم من ذلك فقد أمكن لعلماء الوراثة وضع معادلات أكثر تعقيـدا تأخذ فى الاعتبار إمكانية الوصول لعدد الجينات المؤثرة فى الصفـة الكمية تحت الشروط السابقة كلها أو بعضها .

طُرُز فعل الجين فى الصفات الكمية : Types of Gene Action

قد تتداخل الأليلات مع بعضها بطرق متعددة لتكوين التباين فى تعبيراتها المظهرية والنماذج التالية قد تساعد فى تَفَهُّم النماذج المختلفة لفعل الجين :

(١) فى حالة غياب السيادة ، أى الجينات الاضافية التراكمية الأثر : Additive gene action

هذا النوع من فعل الجين هو الطراز النموذجى كما يتضح من الرسم ،

حيث يفترض أن كل أليل A_1 لا يساهم بأى شيء فى مظهر الصفة (أليل خامل inactive allele) ، بينما الأليل A_2 يساهم بوحدة قياسية واحدة فى مظهر الصفة (أليل نشط active allele) :

مقياس scale 0 1 2

التركيب الوراثى A_1A_1 A_1A_2 A_2A_2

(٢) فى حالة السيادة الجزئية أو غير التامة يكون الخليط A_1A_2 غالبا ذا قيمة أقل من الأصيل A_2A_2 :

مقياس القيمة المظهرية 0 1 2

التركيب الوراثى A_1A_1 A_1A_2 A_2A_2

(٣) فى حالة السيادة التامة تنتج قيم مظهرية متطابقة بواسطة الخليط والأصيل A_2A_2 :

مقياس القيمة المظهرية للصفة 0 1 2

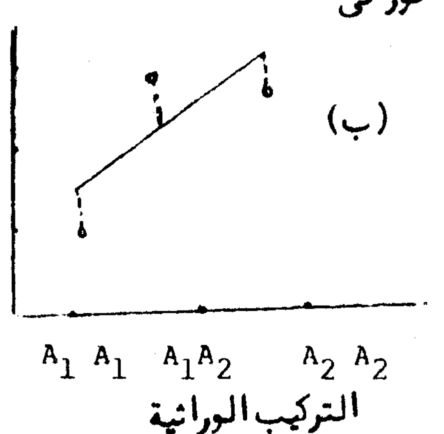
التركيب الوراثى A_1A_1 A_1A_2 A_1A_2

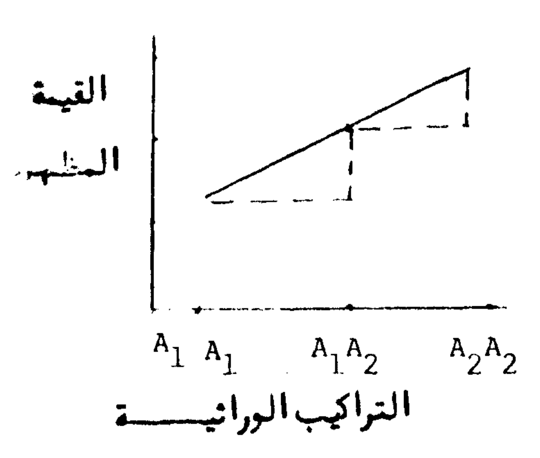
(٤) فى حالة السيادة الفائقة Overdominance يكون الخليط أكثر قيمة من كل من التركيبين الوراثيين الأصليين :

مقياس القيمة المظهرية للصفة 0 1 2 2.5

التركيب الوراثى . A_1A_1 A_2A_2 A_1A_2

مما سبق يلاحظ أنه لو كان التداخل الأليلى allelic interaction ذا طبيعة إضافية كلية completely additive فإنه بتوقيع قيم التراكيب وكما يتضح من الرسم البيانى (أ) نجد أن قيمة ثابتة قدرها (i) تضاف لقيمة (مظهر) الصفة لكل أليل A_2 فى التركيب الوراثى .





(ب) الاثر السيادى للجيــن
Dominance gene action

(أ) الاثر الاضافى للجيــن
Additive gene action

وحتى لو كانت السيادة التامة مؤثرة operative فإن جـزءاً من المكون الاضافى additive component مازال موجودا (أنظر الخط الكامل فى الرسم البيانى (ب)، والانحرافات عن النظـام الإضافى (التراكمى) additive system (الخطوط المتقطعة فى الشكل ب) والتى تعزى لعدد من هذه الجينات ذات السيادة الجزئيـة أو التامة يمكن تقديرها من التجارب ذات التصميم المناسب . والمساهمات الوراثية من مثل هذه التأثيرات تظهر ضمن المكون السيادى Dominance component للتباين (σ^2_D) .

وبطريقة أكثر تعقيدا نجد أن الانحرافات عن النظام الإضافي يمكن بيان تواجدها نتيجة للتداخلات interactions بين فعل الجينات لمواقع وراثية مختلفة ـ وتسمى علاقات التفوق Epistasis أو التداخلات اللا أليلية Non-allelic interactions .

والمساهمة الناتجة من هذه العناصر الوراثية بالنسبة للتباين الوراثي الكلي total genetic variance يمكن تجزئتها إلى ما يسمى بالمكوّن التفاعلي ($\sigma^2 I$) Epistatic or interaction variance ، ومجموع تأثيرات الجين الإضافية الناتجة بواسطة الجينات عديمة السيادة (الجينات الاضافية additive genes) وبواسطة التأثير الاضافي للجينات ذات السيادة أو ذات التأثير التفاعلي تظهر ضمن المكوّن الإضافي للتباين الوراثي additive component of genetic var.

مما سبق يمكن تجزئة التباين الوراثي الكلي إلى ٣ أجزاء طبقا للمعادلة التالية :

$$\sigma^2 G = \sigma^2 A + \sigma^2 D + \sigma^2 I$$

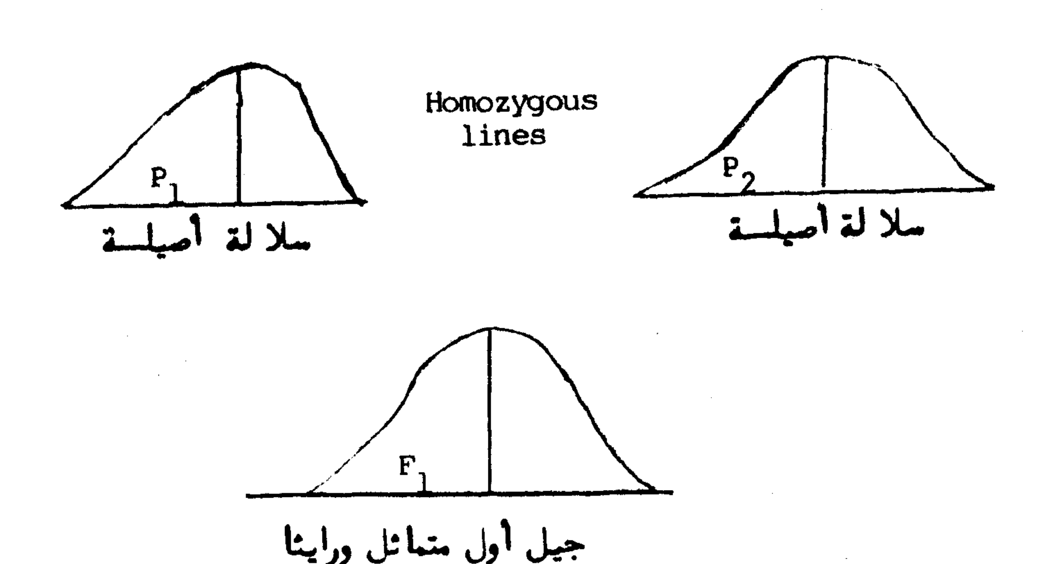
التباين الوراثي الكلي = التباين الاضافي + التباين السيادي + التباين التداخلي كما سبق أن أوضحنا .

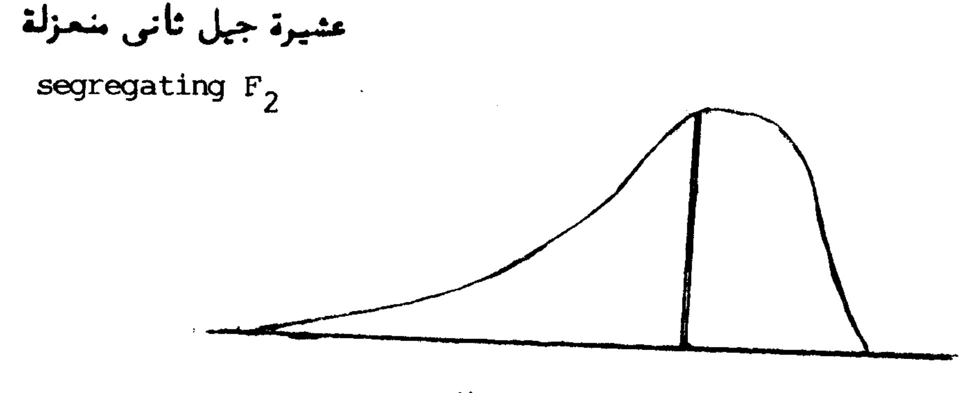
الفعل الإضافي والفعل المتضاعف اللجين :

يعطي الفعل الإضافي للجين متتالية عددية arithmatic series من القيم المظهرية للصفة مثل ٢ ، ٤ ، ٦ ، ٨ .... إلخ وهذه تمثل مساهمات لـ ١ ، ٢ ، ٣ ، ٤ .... إلخ من الاليلات الفعالة على التوالي

ويميل فعل الجين الإضافى لتكوين توزيع تكرارى طبيعى للفئات المظهرية للصفة normal phenotypic distribution ذات متوسط mean للجيل الاول F_1 يكون وسطا بين متوسطى العشيرتين الابويتين .
وبالرغم من ذلك فليست كل الجينات تؤثر بطريقة إضافية فتوجد بعض الجينات يكون فعلها متضاعفا Multiplicative مكونة بذلك متتالية هندسية geometric series مثل ٢ ، ٤ ، ٨ ، ١٦ ....الخ تمثل ما هـات ١ ، ٢ ، ٣ ، ٤ ... إلخ من الاليلات الفعالة على التوالى .

والصفات الكمية المحكومة بتأثيرات جينات متضاعفة تميل لتكوين توزيعات تكرارية مُنْحَرفة skewed غير متناسقة asymetrical كما يتضح من منحنى الجيل الثانى F_2 فى الشكل التالى . وتكون متوسطات الجيل الأول F_1 والجيل الثانى F_2 أقرب لمتوسط أحد الابوين — وذلك لان المتوسط الهندسى geometric mean لعددين هو الجذر التربيعى لناتج ضربهما .





شكل (٦ـ٢) : رسم يبين فعل الجين المتضاعف
Multiplicative gene action.

أمثلة :

(أ) المتوسط الهندسى للقيم ٢ ، ٨ فى المتوالية الهندسية ٢ ، ٤ ، ٨ والتى تتزايد بمعامل تضاعف قدره ٢ هو $\sqrt{٢ \times ٨} = ٤$ ، بينما المتوسط الحسابى للقيم ٢ ، ٨ = $\frac{٢ + ٨}{٢} = ٥$.

(ب) المتوسط الهندسى للقيم ١ر٢ و٧ر٢ هو $\sqrt{١ر٢ \times ٢ر٧} = ١ر٨$ وهذا يكوّن متوالية هندسية ١ر٢ ، ١ر٨ ، ٢ر٧ ، .... إلخ تتزايد بمعامل تضاعف قدره ٥ر١ ــ بينما المتوسط الحسابى للقيم ١ر٢ ، ٢ر٧ هو $\frac{(١ر٢ + ٢ر٧)}{٢} = ١ر٩٥$.

فاذا كان لدينا توزيع تكرارى منحرف skewed distribution لصفة كمية فى عشيرة انعزالية (مثلا F_2) ــ وأمكن تحويل هذا التوزيع الى توزيع طبيعى بمقياس لوغاريتمى log. scale فان ذلك يعتبر دليلا علـى

أنّ الجينات المؤثرة فى الصفة تكون ذات طبيعة تضاعفية multiplicative

مثال : لو أن المتوالية الهندسية ١ ، ١٠ ، ١٠٠ ، ١٠٠٠ ، ٠٠٠ إلخ

(تتزايد بمعامل تضاعفى قدره ١٠) قد حوّلت إلى لوغاريتمات ، فاننا نحصل على المتوالية العددية arithmatic series صفرا ، ١ ، ٢ ، ٣ ، ٠٠٠ (والتى تتزايا بمعامل إضافى قدره وحدة واحـــــــدة) ٠

إنّ التباين variance والمتوسط mean دالتان مستقلتان فى التوزيع التكرارى الطبيعى - بمعنى أنه : لو أن متوسط العشيرة قد زاد فإنّنا لا يمكن أن نتوقع مقدما إلى أى درجة سوف يزيد التباين ٠ أما فى حالة فعل الجين التضاعفى multiplicative effect فإنّ التباين variance للصفة الكمية يعتمد على المتوسط mean لذلك إذا تزايد المتوسط فإنّ التباين يتزايد بعلاقة طردية ٠ وبناء على ذلك فإنّ معاملات الاختلاف Coefficients of variation - فى الأجيال الانعزالية تبقى ثابتة ٠

الباب السابـــــــع

المكافىء الوراثى وطرق الانتخاب للصفات الكميــة

Heritability and Methods of Selection for Quantitive Characters

مقدمة :

يعتبر المكافىء الوراثى لأىّ صفة كمية metric trait من أهــم خصائص هذه الصفة . فهو يُعبّر عن النسبة من التباين الكلى للصفة الــذى يُعزى لمتوسط تأثير الجينات عليها ، وهذا هو الذى يحدد درجة التشابــه بين الأقارب resemblance between relatives، لكن ترجع أهمية المكافىء الوراثى للصفات الكمية إلى دوره فى التنبوء بأهمية القيمة المظهرية للصفــة phenotypic value كدليل على قيمتها التربوية Breeding value .

ومن المعروف أنّ القيم المظهرية لصفات الافراد هى التى يمكن قياسها مباشرة ، لكن القيم التربوية هى التى تحدد تأثير هوءلاء الافراد فى الجيــل التالى . لذلك إذا اختار المُرَبِّى أو الباحث أفراداً لتكون آباء طبقا لقيمها المظهرية ، فإنّ نجاحه فى تغيير خصائص العشيرة يمكن التنبوء به فقــــط من خلال معرفة درجة التوافق بين القيم المظهرية والقيم التربويـــــة . وتقاس درجة التوافق هذه بالمكافىء الوراثى (h^2) Heritability كما يتضح من الاعتبارات التالية .

تعريف المكافىء الوراثى : Heritability

يُرمز عادة للمكافىء الوراثى بالرمز (h^2) ولا يعنى ذلك مربعــه .

وقد وضع هذا الرمز سيوال رايت Sewal Wright عام ١٩٢١ ، حيث h تعنى النسبة المقابلة للانحرافات القياسية للصفة . ويوجد تعريفان للمكافئ الوراثى هما :

١ ـ المكافئ الوراثى العام Broad heritability : وهو الجـــزء من التباين المظهرى الكلى الذى يعزى لتأثير الجينات الكلى (تراكمى سيادى ـ تداخلى) ،ويعبر عنه بالمعادلة التالية :

$$h^2_B = \frac{V_G}{V_P} = \frac{V_A + V_D + V_I}{V_P}$$

كنسبة مئوية أو فى صورة كسر عشرى من الواحد الصحيح . أو تكـــون قيمة هذا المكافئ ١٠٠٪ " (أو واحد صحيح) فى حالة عـــــدم وجود أىّ تباين بيئى . وكلما زادت قيمة التباين البيئى تقل قيمـة المكافئ الوراثى حتى تنعدم وتصبح القيمة صفرا عندما لا يوجـــد أىّ تباين وراثى .

٢ ـ المكافئ الوراثى المحدود Narrow heritability : وهـــو الجزء من التباين الوراثى الذى يُعْزَى لتأثير الجينات التراكمى addi- tive منسوبا إلى التباين الكلى للصفة ، ويعبر عنه بالمعادلة التاليـة

$$h^2_N = V_A / V_P$$

ولما كان التحسين الوراثى للصفات الكمية عن طريق الانتخاب هـــو الهدف الأساسى لكل من تربية الحيوان وتربية النبات ،فإنّ الانتخا-

المؤثر effective selection للأفراد المتفوّقة وراثيا يتطلب شرطين هامين :

١ ـ توفر أكبر كمية مناسبة من التباين الوراثى وأقل كمية ممكنة من التباين البيئى للصفة ٠

٢ ـ أنّ تكون قيمة المكافئ الوراثى (h^2) للصفة وبالذات المكافئ الوراثى المحدود (h^2_N) مرتفعة نسبيا ٠

وبالنسبة لمربى النباتات والحيوانات تُمثّل قيم المكافئ الوراثى أهمية خاصة لانها تشير إلى أنّ الآباء المنتخبين والحاملين لصفات قياسية معينة سوف يعطون نسلا من نفس الفينوتايب ٠ ومن ثَمَّ فالتنبؤ بالتحسين الانتخابى يعتمد بدرجة كبيرة على التقييم الدقيق للمكافئ الوراثى للصفة ٠ وكما يتضح من الجدول (٧ـ١) ، قد تختلف قيم المكافئات الوراثية للصفات المختلفة فى نفس الكائن وأيضا لنفس الصفة فى كائنات مختلفة (وحتى لنفس الصفة فى عشائر مختلفة لنفس الكائن) ٠

جدول (٧ـ٢) بيان عن تقديرات المكافئ الوراثى (كنسبة مئوية) لبعض الصفات المختلفة فى مجموعة من عشائر الكائنات الحية ٠

النوع والصفة	المكافئ الوراثى (٪)
الأبقار : Cattle	
الوزن عند الولادة (أنجس Angus)	٤٩
طول فترة الحمل (" ")	٣٥
كمية انتاج اللبن (إيرشاير Ayrshire)	٤٣
معدل الحمل (هولشتين Holstein)	٣
التبقع الأبيض (الفريزيان Friesian)	٩٥

تابع جدول (٧-١) :

النوع والصفة	المكافئ الوراثي (٪)
الغنم : Sheep	
الوزن عند الولادة (شروب شاير Shropshire)	٣٣
وزن الصوف النقي (المرينو عمر ٢٢ شهرا Merrino)	٤٧
طول وَبَر الصوف (رامبوَايَه ١٤ شهرا Rambouillet)	٣٦
تعدد الحمل (شروب شاير Shropshire)	٤
الدجاج : Fowel	
وزن الجسم (البلا يموث روك ٨ أسابيع)	٣١
انتاج البيض (لوجهورن أبيض)	٢١
وزن البيضة (" ")	٦٠
القابلية للفقس Hatchability	١٦
الفئران : Mice	
طول الذيل (٦ أسابيع)	٤٠
وزن الجسم (٦ أسابيع)	٣٥
الدروسوفلا ميلا نوجاستر : *D. melanogaster*	
عدد الشعرات البطنية	٥٢
طول القفص الصدري	٤٧
طول الجناح	٤٥
انتاج البيض	١٨

طرق تقدير المكافئ الوراثى Methods of Estimating Heritability

يمكن تقدير المكافئ الوراثى لصفةٍ كميةٍ ما بحدَّة طرق نوجزها فيمايلى :

أولا : يمكن بطريقة سهلة حساب قيمة المكافئ الوراثى (h^2)

من قيم مكونات التباين المتحصل عليها من الجيل الثانى :

$$h^2_N = \frac{\frac{1}{2} A}{V_{F_2}} \quad \text{و} \quad h^2_B = \frac{\frac{1}{2}A + \frac{1}{4} D}{V_{F_2}}$$

ثانيا : من التشابه الوراثى بين الاقارب:

لو كانت القيم المظهرية لنسل ما دائما وسطاً intermediate تماما بين قيم الابوين ،بغض النظر عن الظروف البيئية ، عندئذ فمثـــل هذه الصفات الكمية يكون لها مكافئ وراثى محدود (h^2_N) قيمتـــه واحداً. ومن ناحية أخرى ،لوكانت القيم المظهرية للآباء (أو القيـــم المظهرية للافراد ذَوى القُربَى الكبيرة close relatives) لا يمكن استعمالها للتنبوء (بأى درجة من الدقة) بالقيم المظهرية للنســـل (أو الاقارب الاُخَر) ،عندئذ مثل هذه الصفات الكمية ـ يكون لها مكافئات وراثية منخفضة جدا (قد تصل إلى الصفر) .

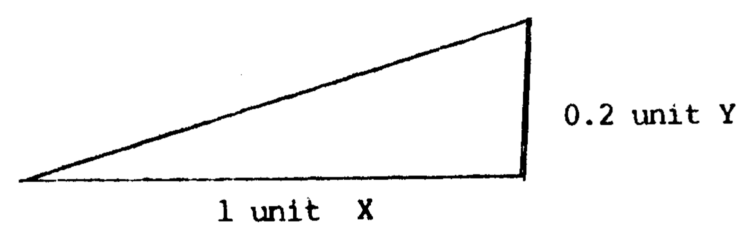
أ ـ تقدير المكافئ الوراثى من تحليل الانحدار : (Regression)

معامل الانحدار (b) Regression coefficient هو اصطلاح يعبر عن كمية التغير (فى المتوسط) لمتغير ما وليكن (Y) المتوقعة

لكل وحدة تغير فى متغير آخر وليكن (X) . ومن الناحية الاحصائية يمكن حساب معامل الانحدار (b) من المعادلة التالية :

$$b = \frac{\sum_{i=1}^{n}(X_i - \bar{X})(Y_i - \bar{Y})}{\sum_{i=1}^{n}(X_i - \bar{X})^2} = \frac{\sum XY - (\sum X \sum Y)/n}{\sum X^2 - (\sum X)^2/n}$$

مثال : لو أنه لكل بيضة توضع بواسطة مجموعة من الدجاج (X) كان متوسط الانتاج لانسالها من الاناث هو ٢ ر . عندئذ نجد أن خط الانحدار Regression line لـ Y على X يكون لـه انحدار كالآتى :



$$\therefore \; b = \frac{Y}{X} = \frac{0.2}{1.0} = 0.2$$

ومعادلة خط الانحدار regression line للمتغير Y على المتغير X هى :

$$\boxed{a = \bar{Y} - b\bar{X}}$$

حيث a هى " Y - intercept " (وهى نقطة إلتقاء خط الانحدار على المحور Y) ، $\bar{X}$ و $\bar{Y}$ هى متوسطات المتغيرين . وأيضا يمكن لخط الانحدار أنْ يَمر خلال النقطة $\bar{X}$ و $\bar{Y}$. وعند تحديد كلتا

النقطتين فإنه يمكن رسم خط الانحدار . وبناء على ذلك ، فإنّ أىّ قيمة لـ X يمكن أن تستعمل للتنبوء بالقيمة المقابلة لها لـ Y ، فمثلا القيمة $\hat{Y}$ (المتوقعة) = قيمة Y من X ، عند ئذ نجد أن :

(معادلة الخط المستقيم) $\hat{Y} = a + bX$.

ولما كانت البنات daughters تأخذن فقط نصف جيناتها من كلٍّ من الأبوين — عند ئذ نجد أنّ انحدار البنت على الأمّ (وهو ما يسمى daughter - dam regression) يقدر فقط بـ $\frac{1}{2}$ قيمة المكافىء الوراثى المحدود narrow h^2 لصفة ما .

(مثلا : إنتاج البيض فى الدجاج) : لو كان تباين variance كل من العشيرتين (عشيرة البنات وعشيرة الأمّهات) متساويان فى القيمة ($S_x = S_y$) عند ئذ نجد أنّ :

$$h^2 = 2\ b\ (\text{daughter-dam}) \quad \ldots\ldots\ (1)$$

وبالمثل فإنّ انحدار النسل على متوسط أبويه (mid-parent) هو أيضا تقدير للمكافىء الوراثى :

$$h^2 = b\,(\text{offspring-midparent}) \quad \ldots\ldots\ (2)$$

وكذلك الأخوة الأشقاء (Full sibs) والذين لهم نفس الآباء يتوقع أنّ يشتركوا فى التشابه فى ٥٠٪ من جيناتهم ، والأخوة نصف الأشقاء half-sibs يشتركوا فى التشابة فى ٢٥٪ من جيناتهم لذلك

فتقديرات المكافئ الوراثي تكون كالآتي :

$h^2 = 2b$ (full sibs) ....(3)

$h^2 = 4b$ (half-sibs) ..(4)

ويبين الجدول (٧ـ٢) بعض الطرق المستخدم فيها التباين المشترك المظهري phenotypic covariance أو معامل الانحدار أو علاقة التلازم الوراثي genetic correlation لتقدير المكافئ الوراثي .

جدول (٧ـ١) : بعض طرق تقدير المكافئ الوراثي من قياسات التباين المشترك او من قياسات التلازم .

Relatives	Covariance	Regression (b) or correlation (t)
Offspring and one parent	$\frac{1}{2} V_A$	$b = \frac{1}{2} h^2$
Offspring and midparent	$\frac{1}{2} V_A$	$b = h^2$
Half - sibs	$\frac{1}{4} V_A$	$t = \frac{1}{4} h^2$
Full sibs	$\frac{1}{2} V_A + \frac{1}{4} V_D + V_{Ec}$	$t \geqslant \frac{1}{2} h^2$

طرق الانتخاب للصفات الكمية
Selection Methods For Quantitative Traits

يعمل الانتخاب الاصطناعي artificial selection عندما يُحدِّد المربى أيّ الافراد فى العشيرة سوف يسمح لها بتكوين نسل (وأيضـــا

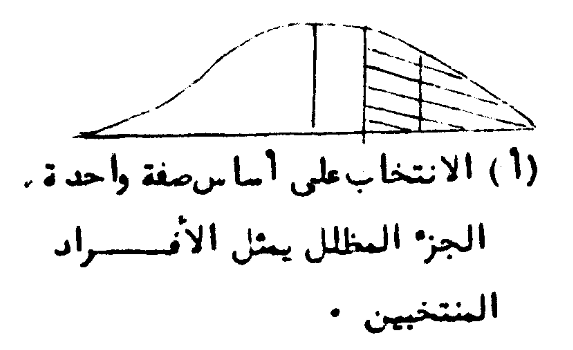
عدد هذا النسل) وبالمثل يسمح الانتخاب الطبيعى N.selection بالتكاثر للأفراد ذوى الصفات المتوائمة مع البيئة السائدة فى العشيرة . وهناك طرق عديدة يجرى بها الانتخاب الاصطناعى .

١ ـ الانتخاب الجماعى : Mass Selection

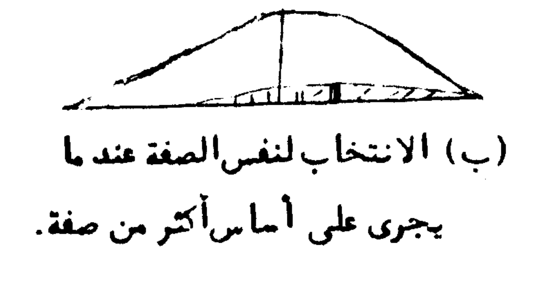
لو كان المكافئ الوراثى heritability لصفة ما عالى القيمة فإنّ معظم التباين المظهرى phenotypic varibility للصفة يعزى للمُكوّن الوراثى . ومن ثمّ فإنّ المربى يكون قادرا على احداث تحسين فى الصفة بواسطة الانتخاب لمجموعة الأفراد المتفوقة مظهريا ـ وذلك لانّ التلازم بين النسل والآباء offspring - parent correlation يكون غالبا . وهذا يسمى بالانتخاب الجماعى Mass Selection . ولكنه فى الحقيقة مبنىّ على أساس مظهر الافراد . وكلما تناقصت قيمة المكافئ الوراثى h^2 لصفة ما كلما تناقص التحسن فى القيمة الوراثية للسلالة المنتخبة .
وعمليا نادراً ما يُجْرَى الانتخاب على أساس صفة واحدة فقط . وعادة يرغب المربون breeders فى ممارسة الانتخاب على أساس عدة خصائص فى آن واحد . وبالرغم من ذلك فكلما كان الانتخاب لصفات أكثر كلما كان " الضغط الانتخابى "Selection pressure" " والذى يجرى على كل صفة لوحدها أقل تأثيرا . ويجب أنْ يُحَدَّد الانتخاب لصفتين أو ثلاث صفات يرى المربى أنها أكثر الصفات أهمية من الناحية الاقتصادية . ومن المحتمل أنّ الافراد المنتخبين لصفة ما (ولتكن A) ذات قيمة عالية ، سوف يكونوا متوسطين او ضعفاء لصفة أخرى (ولتكن B) ما لم تكن الصفتان

لهما معامل تلازم وراثى موجب ، بمعنى أنّ بعض الجينات التى تزيد من قيمة الصفة A تكون إيجابية المساهمة فى قيمة الصفة B . وبناء على ذلك يجب على المربى أن يوائم بين الصفات المختلفة عند ممارسة الانتخاب .

والنموذج المستعمل لتوضيح الاستجابة الوراثية genetic gain للانتخاب عند ما يكون الأفراد المنتخبون لهم قيمة أعلى من الحد الأدنى لصفة واحدة ــ يجب أن يُحَوَّر ليناسب الوضع الذى يُبْنَى عليه الانتخاب لصفتين أو أكثر ، كما يتضح من الرسم التالى :



(أ) الانتخاب على أساس صفة واحدة . الجزء المظلل يمثل الأفراد المنتخبين .



(ب) الانتخاب لنفس الصفة عند ما يجرى على أساس أكثر من صفة.

وفى حالة انتخاب حيوانات التربية على أساس قيمة جماعية "Total merit" يُفَضّل قَصْر قيَم المظهر على الصفات الهامة والتى يعبّر عنها بقيمة واحدة تسمى " دليل الانتخاب Selection Index ". وقيمة الدليل نفسة لا معنى لها ، لكنه مهم فى مقارنة عدة أفراد على أساس نسبى . والطرق المستعملة فى تكوين دليل انتخابى متنوعة لكنها تأخذ فى الاعتبار ــ عادة ــ المكافئ الوراثى h^2 والقيمة الاقتصادية النسبية لكل صفة ، بالإضافة إلى التلازمات correlations الوراثية والمظهرية

بين الصفات . فدليل ما (I) لثلاث صفات قد يكون له المعادلة التالية :

$$I = aA' + bB' + cC'$$

حيث a و b و c هى معاملات تصحيح للمكافئ الوراثى النسبى وللأهمية الاقتصادية النسبية للصفات A و B و C على التوالى. و A' و B' و C' ، هى القيم العددية للصفات A و B و C مُعبّراً عنها فى صورة نموذجية . ويمكن حساب المتغير النموذجى لصفة ما (X') Standardized variable من المعادلة التالية :

$$X' = \frac{X - \bar{X}}{\sigma X}$$

حيث X هى قيمة الصفة لفرد ما ، $\bar{X}$ متوسط قيمة الصفة على مستوى العشيرة، والرمز (σX) هو الانحراف القياسى للصفة. وعند مقارنة صفات مختلفة ـ يُواجه المربى بالحقيقة التى هى أنّ المتوسط mean والتباين لكل صفة مختلف عن الأخرى ، كما أنّ معظم الصفات مختلفة فى وحداتها القياسية .

مثال :

دليل انتخابى Selection index فى الدجاج قد يستعمل الصفات التالية عند إجراء الانتخاب .

ـ إنتاج البيض Egg production (مُعَبَّراً عنه بعدد البيض فى موسم وضع البيض) .

ـ مواصفات البيضة Egg quality (معبرا عنه بدرجات البيض ... و C و B و A) .

ـ حجم البيضة Egg size (مُعَبَّراً عنه بوزن البيضة) .
والمتغير القياسى (او النموذجى) Standardized variable هو رقم مطلق a pure number (وهو مستقل عن وحدات القياس المستعملة) ، مبنى على المتوسط والانحراف القياسى للصفة .
ومن ثم فإنّ أى تسجيل إنتاجى Production record لصفة ذات طبيعة كمية يمكن أن يضاف إلى تسجيل صفة أو صفات كمية أخرى ـ لو عُبِّر عنها فى صورة نموذجية وذلك لاستخراج معامل انتخابى Selection index عند ممارسة الانتخاب الجماعى .

٢ ـ الانتخاب على مستوى العائلة : Family Selection

عند ما يكون كل من المكافىء الوراثى العام والمكافىء الوراثى المحدود لصفة ما منخفضين ، فإنّ التباين البيئى يكون عاليا بمقارنته بالتباين الوراثى للصفة . ويكون الانتخاب للعائلة مفيدا جدا عندما تكون المكافئات الوراثية للصفة منخفضة ،ويكون أفراد العائلة مشابهين بعضهم لبعض وذلك بسبب قرابتهم الوراثية لبعضهم . وعادة يكون من الأفضل ـ أولا تقليل التباين البيئى كلما أمكن وذلك بتغيير أسلوب المعاملات الزراعية والرعاية الحيوانية قبل الابتداء فى أى برنامج للانتخاب . وهناك طريقة أخرى لتقليل كمية التباين البيئى فى العشيرة ، وهى الاحتفاظ بكل أفراد العائلات (النباتية أو الحيوانية) والتى لديها متوسط قيم مظهرية أعلى ما يمكن ـ حتى وإن كان ضمن أفراد بعض هذه العائلات من لهم قيم مظهرية منخفضة نسبيا . ومن

الناحية العملية يمكن استعمال أكثر من طريقة للانتخاب في وقت واحد، فمثلا يمكن اختيار ال ٥٠٪ الاعلى من العائلات التي تظهر أعلى متوسطات كمية للصفة .

ويكون الانتخاب للعائلة أكثر فائدة عندما يكون لافراد عائلة ما متوسط قرابة وراثية عالٍ ولكن درجة تشابه منخفضة . فإذا كانت التربية الداخلية Inbreeding تزيد من القرابة الوراثية داخل عائلة ما أكثر مما تزيد في درجة التشابة الوراثي فإنّ الاستجابة للانتخاب selec-tion gain تكون أعلى نسبيا إذا أُعطِيَ بعض الاهتمام لمتوسطات العائلات .

٣ ـ الانتخاب للنَّسَب : Pedigree Selection

في هذه الطريقة يوجه الاهتمام إلى صفات الاسْلاف Ancestors ونادراً ما يُعْطَى وزن كبير لطريقة الانتخاب للنسب مثلما يعطى وزن لصفات الفرد المنتخب إلا إذا كان للصفات المُنْتَخب لها قِيَم مكافئات وراثية عالية high heritabilities وأنّ صفات الآباء والأجداد أفضل كثيرا من صفات الفرد المراد انتخابه . وتتوقف قيمة الانتخاب للنسب Pedigree Selection على عدة عوامل :

١ ـ شدة قرابة الفرد من النسل لاسْلافه .

٢ ـ كم عدد الأسلاف وتوابعهم وما هي بيانات الصفة المتحصل عليها .

٣ ـ مدى معرفة المربى بصفات هؤلاء الأسلاف .

٤ ـ قيمة المكافئ الوراثى للصفات المراد الانتخاب لها .

٤ ـ طريقة اختبار النسل : Progeny Test

إختبار النسل هى طريقة لتقدير القيمة التربوية Breeding value لحيوان ما (أو فرد من أىّ نوع من الكائنات) وذلك من مظهر نسله. وأكثر استعمالات هذه الطريقة تنحصر فى حالة الصفات التى لها الخصائص التالية :

أ ـ الصفات التى يمكن التعبير عنها فقط فى جنس واحد (مثلا تقدير الجينات المتحكمة فى إنتاج اللبن التى يحملها عجل Bull ما) .

ب ـ الصفات التى لا يمكن تقديرها إلاّ بعد ذبح الحيوان (الصفات الهيكلية Carcass Traits) .

جـ ـ الصفات ذات المكافئ الوراثى المنخفض نسبيا ، حيث يكون الانتخاب على مستوى الفرد Individual selection عُرضة لعدم الدقة . ولا يمكن ممارسة الانتخاب بطريقة اختبار النسل إلاّ بعد الوصول إلى مرحلة النضج الجنسى Sexual maturity . ولكى يُختَبر النسل لِذَكَرٍ ما ، يجب أن يُلقِّح هذا الذكر عدة إناث . ولو كانت النسبة فى قطيع ما هى النسبة ١ : ١ ، فمن الواضح أنّ كل ذَكَرٍ فى القطيع

لا يمكن اختباره . ومن ثمّ فالذكور المراد اختبار نسلها يجب أن يكون قد تم انتخابها على أساس مواصفات أخرى من فترة حياتها الأولـــى . وكلما كان النسل الناتج من كل ذكر أكثر عددا كلما كان تقدير قيمتـــه التربوية Breeding value أكثر دقة، ولكن ذلك ربما يكون سببا فى قلة عدد الذكور المختبرة . وإذا أمكن زيادة عدد الحيوانات المخـــتبرة كلما أمكن للمربى أنْ يتأكد من أنه يحتفظ بأحسن الأصول الوراثـيـــة للاستعمال الشامل فى القطيع . وعلى المربى أنْ يوائم نفسه حســـب إمكانياته .

والمعلومات المتحصل عليها من اختبار نسلٍ ما يمكن استعمالها فى حساب ما يسمى بـ " دليل الآباء المتساوى equal parent index " . وأحيانا يسمى ذلك بدليل متوسط الأبوين Midparent index .

فلو فرضنا أنّ أحد أفراد النسل يتلقى نصف تركيبه الوراثى من كل مـــن الأبوين وأنّ التأثيرات الموجبة والسالبة للأخطاء المندلية تلغى بعضها البعض فى متوسط النسل والأمهات فعند ئذ نجد أنّ :

$$\text{متوسط النسل} = \frac{\text{قيمة الأب}}{٢} + \frac{\text{(متوسط الأمهات)}}{٢}$$

أو

Sire = 2 (average of progeny) - (average of dams)

طرق التزاوج : Mating Methods

عندما يتم اختيار الافراد المنتخبين ،فإنّه يمكن أن يتم تزاوجهـــم

بطرق عدة.والعملية المعروفة باسم " التربية Breeding " تشمل الانتخاب المتميّز والتزاوج الناجح للافراد لغرض محدد • وفيما يلى طرق التزاوج المعروفة •

أولا : التزاوج العشوائى : Random Mating (Panmixis)

إذا لم يهتم المربى بضوابط عملية التزاوج بين الافراد المنتخبة • فإنّ جاميطات هذه الافراد — من المحتمل أن تتحد مع بعضها بطريقة عشوائية وهذا هو الحال عادة فى النباتات خلطية التلقيح Outcrossing ،فالرياح والحشرات تحمل حبوب اللقاح من نبات لآخر بطريقة عشوائية • وحتى فى الحيوانات — كالغنم والابقار-فإنّها تتزاوج عشوائيا • فالذكور والاناث تتقابل وتتزاوج بدون ضوابط أثناء الرعى وأثناء وجودها فى الحظائر. وبناء على ذلك فإنّ معظم الطعام الذى نتناوله يوميا يأتى عن طريق التزاوج العشوائى بين الحيوانات وبعضها والنباتات وبعضها ، لانّ ذلك هو الطريقة الاقتصادية،ومن المحتمل جدا أنّ هذه الطريقة هى مصدر أكبر كمية من التباين الوراثى بين النسل •

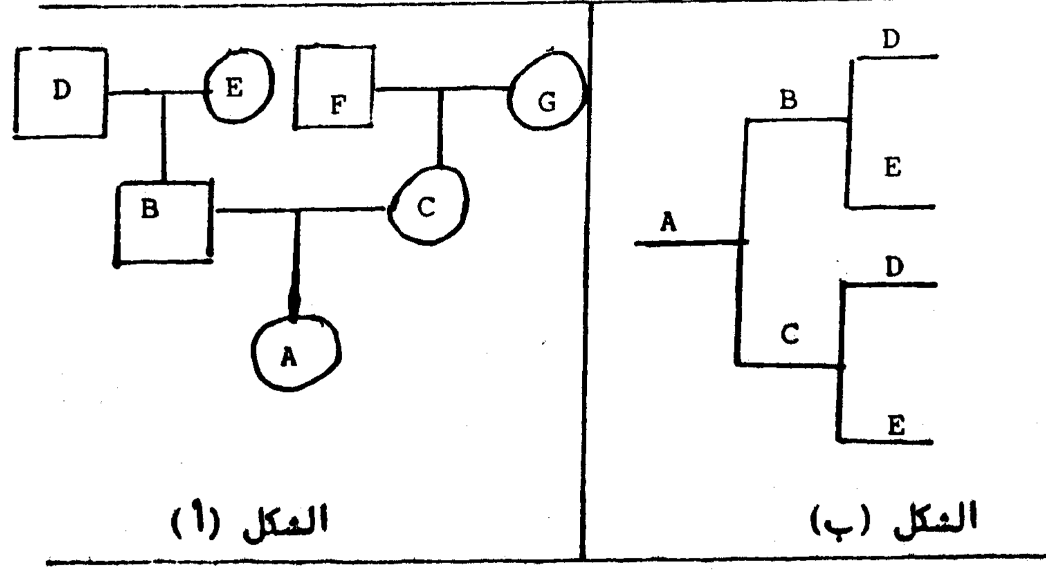
ثانيا : التزاوج المنظم الموجب: Positive Assortative Mating

تشمل هذه الطريقة تزاوج الافراد الاكثر تشابها — سواء كان ذلك تشابها مظهريا أو وراثيا :

أ ـ التزاوج على أساس القرابة الوراثية :

يقصد بالتربية الداخلية (تربية الأقارب Inbreeding) أن يتم التزاوج بين الافراد ذات القرابة الأشد أو متصلة النسب . ويمكن توضيح ذلك من الأشكال التالية :

الشكل (أ) يبين نسلا خاليا من التربية الداخلية no inbreeding وذلك لعدم وجود خط قرابة مشترك من الفرد B إلى الفرد C حيث أنّ الأسلاف ancestors : G, F , E , D لا تربطهم أيّة قرابة .



الشكل (أ)   الشكل (ب)

أما في النسل المربى داخليا inbred pedigree كما في الشكل ب فإنّ الأفراد B و C لهما نفس الآباء ، ومن ثمّ فهم إخوه أشقاء . وفي شجرة النسب النموذجية كما في الشكل ب تظهر الآباء Sires على الخطوط العليا والأمهات Dams على الخطوط السفلى ، ومن ثمّ فإن

كلا من B و D ذكور و C و D إناث ٠

ومن المرغوب فيه أن توضع شجرة النسب فى شكل ذى أسهم عند تحليل درجات القرابة كما فى الشكل جـ ، حتى يمكن حساب "معامل القرابة " Coefficient of relationship وهذا المعامل يقدر النسبة المئوية للجينات المشتركة بين فردين بسبب سلفهم المشترك common ancestor ٠ "الشكل جـ " .

B ← D
C ← E
A

ولما كان كل فرد يَهَب فقط $\frac{1}{2}$ تركيبه الوراثى لنسله ، فإن كل سهم فى الشكل جـ يمثل قيمة احتمال قدرها $\frac{1}{2}$ ومجموع ($\sum$ sum) كل خطوط المرور بين فردين من خلال أسلافهما المشتركة هى قيمة معامل القرابة ٠

أمثلة : ١ ـ فى الشكل ذى الأسهم يوجد خطان 2 pathways يربطان الفردين B و C ٠

معامل القرابة =

$$R_{BC} = \left(\tfrac{1}{2}\right)^s$$

حيث s عدد الخطوات (الأسهم) من :

الفرد B إلى السلف المشترك D رُجُوعاً إلى الفرد C ، ومن ثم فإن B و C يحتمل أن يحتويا $\left(\frac{1}{2}\right)\left(\frac{1}{2}\right) = \frac{1}{4}$ جيناتهما مشتركا من خلال السلف D وبالمثل فإن B و C أيضا يحتويان $\frac{1}{4}$ جيناتهما مشتركا من خلال سلفهم المشترك E ٠

ويكون مجموع خطوط المرور (خطان two pathways)

هو معامل القرابة " بين الأخوة الاشقاء" C, B : full sibs

$\therefore \quad R_{BC} = \frac{1}{4} + \frac{1}{4} = \frac{1}{2}$ or 50 %

وعند ما تحدث الزيجات matings بين أفراد شديدة القرابة (تربية أقارب Inbreeding فإنّ الاثر الوراثى لذلك هو زيادة فى درجة التأصل homozygozity ويعتبر الاخطاب الذاتى self-fertilization من أشد درجات تربية الاقارب أو التزاوج الذاتى Autogamy (فرد يدخل فى تزاوج مع نفسه) والذى يحدث فى البراميسيوم (أنظر المراجع) هو أشد درجات تربية الآقارب حيث تتحول الافراد الخليطة (Aa) إلى أفراد أصيلة AA و aa فى خلال جيل واحد فقط •

والجدول التالى يبيّن التزايد فى نسبة التأصل الوراثى homozygozity تحت ظروف الاخصاب الذاتى •

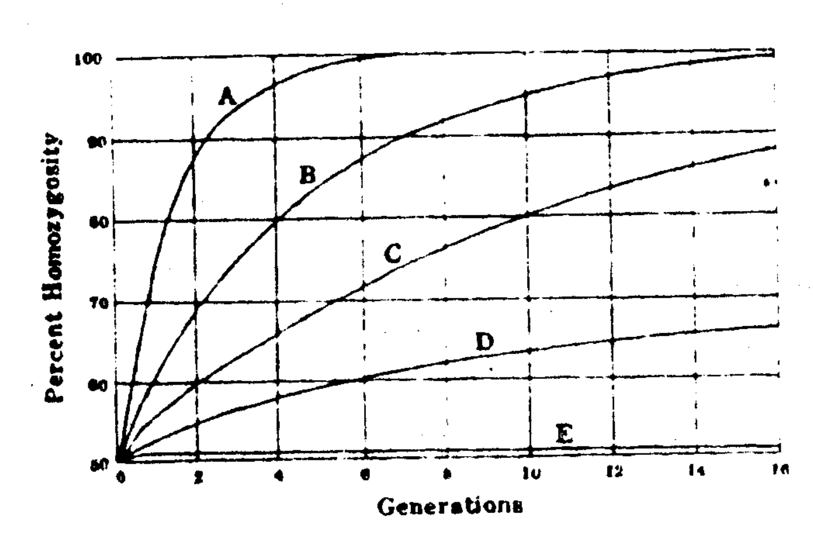
فلو بدأنا بعشيرة a population قوامها ١٠٠ فرد خليطة التركيب الوراثى (Aa) فإنّ الاعداد المتوقعة من التراكيب الوراثية الاصيلة سوف تتزايد بنسبة ٥٠ ٪ نتيجة الاخصاب الذاتى فى كل جيل من أجيال هذا الطراز من التزاوج.

Expected Increase in Homozygosity Due to Selfing

Generation	AA		Aa		aa	Percent Heterozygosity	Percent Homozygosity
0			100			100	0
1	25		50		25	50	50
2	25	12.5	25	12.5	25	25	75
3	37.5	6.25	12.5	6.25	37.5	12.5	87.5
4	43.75	3.125	6.25	3.125	43.75	6.25	93.75
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮	⋮

وتعطى نماذج تربية الأقارب الاقل شدة ــد رجات أقل من سرعة الوصول إلى التأصل الوراثى ،كما يتضح من الشكل التالى :

A= إخصاب ذاتـــى
B= أخوة أشقــاء
C= أبناء عمومة وخئولة
D= أبناء عمومة أو خئولــة
E= أبناء عمومة من الدرجة الثانيــة



Increase in percentage of homozygosity under various systems of inbreeding. (A) self fertilization, (B) full sibs, (C) double first cousins (D) single first cousins, (E) second cousins.

وكلما زادت درجة التأصل الوراثى فى عشيرة ما ، نتيجة إما للتربيــة الداخلية inbreeding أو للانتخاب selection فإنّ التباين الوراثى داخل العشيرة يتناقص . ولما كان المكافئ الوراثى h^2 يعتمد علـــى الكميات النسبية للتباين الوراثى ،فإنّ قيمة هذا المكافئ سوف تتناقــص بالتالى،ويترتب على ذلك أنْ تصبــح قيمة المكافئ الوراثى صفرا فى حالــة السلالات النقية . وعندما يخفض حجم العشيرة population size الى وحدة صغيرة منعزلة تحتوى على حوالى أقل من ٥٠ ٪ من الأفـــراد . فإنّ التربية الداخلية سوف تؤدى إلى تزايد محسوس فى التماثل الوراثــى .

ويمكن قياس درجة التماثل الوراثى فى عشيرة باستخدام ما يسمـــى ("بمعامل التربية الداخلية Coefficient of Inbreeding والــذى

يرمز له بـ F .

ومن خلال هذا المعامل يمكن قياس تأثير التربية الداخلية على مستويين :

(أ) على مستوى الفرد ، يبين معامل التربية الداخلية احتمال كون الأليلين الموجودين على أي موقع وراثي — متطابقين بالنسب identical by descent بمعنى أنهما نواتج تناسخ الدن أ DNA - Replication للجين كان موجودا في سلفهما المشترك .

(ب) على مستوى العشيرة on a population level يبين معامل التربية الداخلية النسبة المئوية لجميع المواقع الوراثية التي كانت خليطة في العشيرة الأساسية Base population والتي أصبحت الآن أصيلة نتيجة لتأثير التربية الداخلية . والعشيرة الأساسية هي النقطة في تاريخ العشيرة والتي من عندها نبتغي أن نبدأ في حساب تأثيرات التربية الداخلية . ومن المحتمل أنّ كثيرا من المواقع الوراثية يكون أصيلا عندما تؤسّس عشيرتنا الأساسية .

وبناء على ذلك فانّ معامل التربية الداخلية يقيس الزيادة الإضافية في التأصل الوراثي نتيجة التزاوج بين الأفراد متصلة النسب .

ويمكن تقدير معامل التربية الداخلية (F) الفرد ما في نسل ما بطرق عديدة متماثلة ، نوجزها فيما يلي :

(١) لو كان السلف المشترك common ancestor غير مُرَبَّى داخليا ، فإنّ معامل التربية الداخلية لفرد ما (F_X) يكون $\frac{1}{2}$ قيمة معامل القرابة بين الأب sire والام dam (R_{SD}) .

$$F_x = \frac{1}{2} R_{SD} \quad \ldots\ldots\ (1)$$

(٢) لو كانت جميع الأسلاف المشتركة غير مرباة داخليا ، فإنّ معامل التربية الداخلية (F) يمكن حسابة من المعادلة التالية :

$$F_x = \sum \left(\frac{1}{2}\right)^{P_1 + P_2 + 1} \quad \ldots\ldots\ (2)$$

حيث عدد الاجيال (الأسهم) من أحد الأبوين رُجُوعا الى السلف المشترك common ancestor .

و P_2 = عدد الأجيال (الأسهم) من الأبالآخر رجوعا إلى نفس السلف المشترك .

(٣) لو كانت الأسلاف المشتركة مرباة داخليا (F_A) فإنّ معامل التربية الداخلية للفرد يجب أن يصحح لهذا المعامل :

$$F_x = \sum \left[\left(\frac{1}{2}\right)^{P_1 + P_2 + 1} (1 + F_A) \right] \quad \ldots\ldots(3)$$

(٤) وبصورة عامة يمكن حساب معامل التربية الداخلية ـ وذلك بإحصاء عدد الأسهم (n) التى تربط الفرد من خلال أحد الآباء رُجُوعا إلى السلف المشترك ورجوعا مرة أخرى لأبيه ولأبيها الآخر ،ثم تطبق المعادلة

العامة التالية :

$$F_x = \sum (\tfrac{1}{2})^n (1 + F_A) \quad \ldots\ldots (4)$$

والجدول التالى يساعد فى حساب معامل التربية الداخلية

n	1	2	3	4	5	6	
$(\frac{1}{2})^n$	0.5000	0.2500	0.1250	C.0625	0.0312	0.0156	...

التربية الداخلية للسلالة : Line breeding

التربية داخل السلالة هى طراز خاص من التربية الداخلية يستعمل بغرض الاحتفاظ بدرجة عالية من القرابة الوراثية الآتية من سلف مرغوب فيه . والشكل التالى يبين نسلا به تربية عالية من داخل السلالة من خلال الأب B ومن ثم فالفرد A يمتلك أكثر من ٥٠٪ من جيناته آتية من الأب B .

والفرد D به ٥٠٪ من جينات B ويهب ٢٥٪ منها إلى C . والفرد B يعطى أيضا ٥٠٪ من جيناته لـ C .

وحيث أن C أيضا يحتوى على ٥٠٪ + ٢٥٪ = ٧٥٪ من جينات B فانه يعطى نصفها (٣٧,٥٪) إلى A .

ويعطى B أيضا ٥٠٪ من جيناته لـ A ، ومن ثم فإن A به ٥٠٪ + ٣٧,٥ =٨٧,٥ ٪ من جينات B .

A
B
C
B
D
B
E

شكل يوضح التربية داخل السلالة Close line breeding

(ب) التزاوج على أساس التشابه المظهرى :

التزاوج المنظم الموجب والمبنى على أساس التشابه المظهرى

positive phenotypic assortative mating

نادرا ما يجرى بطريقة مطلقة بين الافراد المنتخبين . وبالرغم من ذلك فانه قد يستعمل بالاشتراك مع التزاوج العشوائى - حيث تُهَجَّن بعض الافراد القليلة من الافراد المنتخبة صناعيا مع بعضها بحيث تكون مثل هذه الأفراد بينها درجة من التشابة المظهرى ، وذلك بهدف الحصول على حيوانات ذات مظهر مُعيَّن لعرضها فى المعارض الدولية . أما بقية أفراد القطيع فتترك لتتزاوج عشوائيا فيما بينها لانتاج أفراد من القطيع ذات أهمية تجارية بحته .

ثالثا : التزاوج المنظم السالب : Negative Assortative Mating

١ - التزاوج على أساس القرابة الوراثية :

عندما يشمل التزاوج أفراد أبعيدة درجة القرابة عن متوسط الافراد

المنتجبة ، فيسمى هذا النوع من التزاوج بالمنظم السالب • وقد يشمل هذا تلقيح أفراد تنتمى لعائلات مختلفة أو تهجين أصناف مختلفة مرباة داخليا من النباتات أو تهجين قُطعان مختلفة من الماشية وأحيانا قد يشمل تهجين أنواع شديدة من القرابة مثل الحصان والحمار لانتاج البغال.

والهدف المعتاد لمثل هذه التهجينات الخليطة • "outcrosses هى محاولة لانتاج نسل يتفوق مظهريا (وليس بالضرورة فى القيمة التربوية) على العشائر الأبوية •

ومن المعروف أنّ كثيرا من الجينات المتنحية تبقى مخبأة فى حالة خليطة وراثيا فى العشائر غير المرباة داخليا _ ولكن لمّا كانت درجة التأصل الوراثى genetic homozygozity تتزايد فى العشائر المرباة داخليا ، فإنّه يوجد احتمال قوى لانْ تظهر الصفات المتنحية _ ومعظمها ذو تأثير سيّئ. وأحد نتائج التربية الداخلية هو ضعف المظهر (أقل إنتاجية من الناحية الخضرية والتكاثرية) الذى يصاحب عادة التأصل الوراثى، ويسمى ذلك بوَهْن التربيةالداخلية "Inbreeding depression".

والتزايد فى درجة المواءمة Fitness " المصاحب لحالة الخلط الوراثى يطلق علية اسم " قوة الهجين Heterosis". ومازال الأساس الوراثى لقوة الهجين محل جدال بين علماء الوراثة إلاّ أنه يتركز حول نظريتين هما :

١ _ نظرية السيادة لقوة الهجين : Dominance Theory of Heterosis

فى هذه النظرية يفترض أنّ قوة الهجين hybrid vigor تنتج من فعل وتداخل action and interaction جينات النمو والمواءمة السائدة.

ولتوضيح ذلك نفترض المثال الكمى التالى :

بافتراض وجود ٤ مواقع جينية تؤثر فى صفة كمية ما ، وكل تركيب وراثى متنحى يساهم بوحدة واحدة فى مظهر الصفة ، وكل تركيب وراثى سائد يساهم بوحدتين فى مظهر الصفة . فتلقيح بين سلالتين مرباتين داخليا highly inbred lines يمكنه أن يعطى هجينا (F_1) متفوقا على أىّ من الابوين :

الآباء P	:	AaBbCcDd	x	aaBBccDD
القيمة المظهرية	:	2+1+2+1 = 6		1+2+1+2 = 6 units
F_1	:	AaBbCcDd 2+2+2+2 = 8		

إلاّ أنّ الفشل فى تثبيت قوة الهجين حتى الآن هو الاعتراض الوحيد ضد هذه النظرية .

٢ - نظرية السيادة الفائقة لقوة الهجين : Overdominance Theory of Heterosis

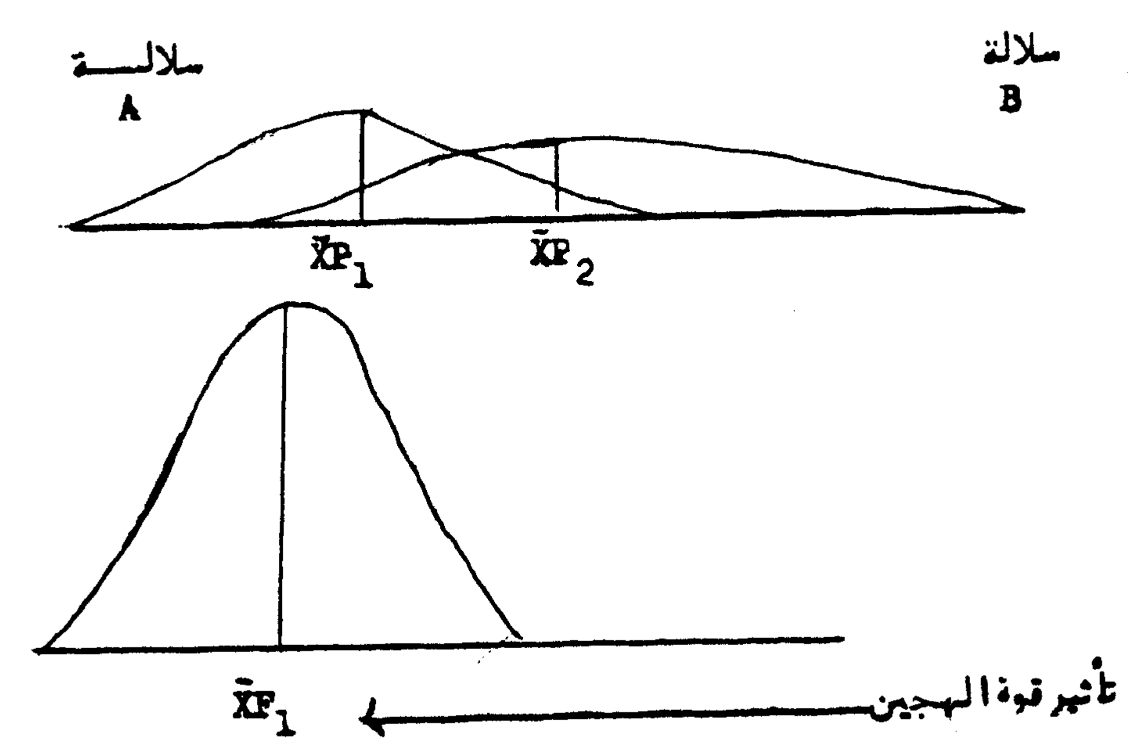
فى هذه النظرية يفترض أنّ حالة الخلط الوراثى heterozygosity هى المسئولة مباشرة عن ظهور قوة الهجين . ويمكن توضيح ذلك من المثال التالى : نفس المثال السابق فيما عدا أنّ الاصيل السائد يساهم بـ $1\frac{1}{2}$ وحدة لكل موقع وراثى وان الهجين لكل موقع يساهم بـ ٢ وحدة

الآباء :	aabbCCDD	x	AABBccdd
القيمة المظهرية :	$1+1+1\frac{1}{2}+1\frac{1}{2} = 5$		$1\frac{1}{2}+1\frac{1}{2}+1+1 = 5$

F_1 : AaBbCcDd

2+2+2+2 = 8

والتباين المظهرى فى الجيل الهجين عادة ما يكون أقلّ كثيرا من التباين المظهرى للآباء ،كما يتضح من الرسم البيانى التالى :



ويشير ذلك الى أنّ الهجين أقل تأثرا بالتأثيرات البيئية عن الآباء الاصلية.
ويستعمل علماء الوراثة لفظ " التنظيم " Buffering " لبيان أن نمـــو الكائن مُنَظّم تحت السيطرة الوراثية . وهناك مصطلح آخر يستعمل وهو المواءمة " Homeostasis " ، وهذا يعنى استمرارية الثبات أثناء النمو وأيضا الثبات الفسيولوجى للكائن أثناء تعرضه لتذبذبات بيئية واسعـــة المدى .

ويمكن تقدير قوة الهجين كميا بطريقة تقريبية حيث أن تأثير قـــوة الهجين (H) heterotic effect يمكن حسابه ـ وهو عبارة عن متوسط الزيادة فى مظهر الصفة للفرد الهجين F_1 فوق متوسط الأبوين :

$$H_{F_1} = XP_1 - \frac{1}{2} (XP_1 + XP_2)$$

ويمكن أنّ تستمر قوة الهجين فى الأجيال الانعزالية (مثلا الجيـــل الثانى) ولكن قيمتها فى عشيرة الجيل الثانى تساوى نصف قيمتها فـــى الجيل الأول F_1، وفى الجيل الثالث تساوى نصف قيمتها فى الجيل الثانى ..... وهكذا .

ب ـ التزاوج المنظم السالب على أساس عدم التشابة المظهرى :

عند ما يفضل المربى المظهر الوسط للحيوان intermed. phenotype فإنّ ذلك يمكن الحصول عليه بتهجين حيوانات ذات أشكال مظهريـــة متضادة،فعلى سبيل المثال ، الأبقار متعددة الغرض يمكن أن تنتج بتهجين حيوان اللحم مع حيوان اللبن(Beef type x dairy type) ويترتب على ذلك أنّ النسل الناتج يعطى كمية متوسطة من اللبن وينتج لحما بكمية متوسطة لكن لا يتفوق على أى من الأبوين فى إحدى الصفتين .

مثال : أبقار البراهمان Brahman cattle لديهما مناعة عالية للحرارة ومقاومة أكثر ضد بعض الحشرات عن قطعان الأبقار الأوربية . لذلـــك

تهجن البراهمان مع الأوربية لانتاج هُجُن بها الصفات المرغوبة لكلا الأبوين.

تمارين للتدريب:

١ ـ قطيع من الارانب البلجيكية له متوسط لوزن الجسم = ٣٦٠٠ جراماً ،
وقطيع أرانب الهيمالايا له متوسط لوزن الجسم = ١٨٧٥ جم . التهجين
بين هذين القطيعين يعطى هجينا وسطا بينهما بانحراف قياسى
قدرة ± ١٦٢ جراما وباين الجيل الثانى أكثر كما يتضح من الانحراف
القياسى SD وقدره ± ٢٣٠ جراما .

أ ـ قدّر عدد أزواج الجينات المحتمل المؤثر فى وزن جسم الأرانب .
ب ـ قدّر المتوسط الكمى الذى يساهم به كل أليل فعال .

الحل (أ)

$$N = \frac{D^2}{8(\sigma^2 PF_2 - \sigma^2 PF_1)} = \frac{(3600 - 1875)^2}{8(230^2 - 162^2)}$$

$$= 13.95 \text{ or } 14 \text{ pairs}$$

ب) الفرق بين الأبوين = ٣٦٠٠ ـ ١٨٧٥ = ١٧٢٥ جراما
هذا الفرق يعزى إلى ١٤ زوج من الجينات أىّ ٢٨ أليلا نشطا
∴ متوسط مساهمة كل أليل = ١٧٢٥ ـ ٢٨ = ٦١ر٦١ جراما .

٢ ـ إذا كانت التباينات المظهرية phenotypic variances لصفة
كمية ما فى السلالتين النقيتين الأبويتين هى V_{P1} و V_{F2} وفى
الجيل الاول والجيل الثانى F_1 و F_2 لهما هى V_{F1} و V_{F2}

وفى التلقيح الرجعى ($F_1 \times P_1$) هو V_{B1} وفى التلقيح الرجعى ($F_1 \times P_2$) V_{B2} • بيّن كيف يمكن اشتقاق تقديرات كل من التباين الوراثى الاضافى (V_A) والتباين الوراثى السيادى (V_D) والتباين البيئى (V_E) •

الحل : لمّا كان التباين المظهرى فى داخل كل من السلالتين النقيتين الابويتين (P_2 , P_1) وكذلك داخل الجيل الاول (F_1) يعزى كله الى التباين البيئى •

$$\therefore \quad V_E = \frac{V_{P1} + V_{P2} + V_{F1}}{3}$$

ومن ثم نجد أنّ

$$V_{F_2} - V_E = (\tfrac{1}{2} A + \tfrac{1}{2} D + E) - E \quad \ldots\ldots\ldots\ldots (١)$$
$$= \tfrac{1}{2} A + \tfrac{1}{2} D$$

وبالمثل نجد أنّ :

$$(V_{B1} + V_{B2}) - 2 V_E = \tfrac{1}{2} A + \tfrac{1}{2} D - 2E \quad \ldots\ldots\ldots\ldots (٢)$$
$$= \tfrac{1}{2} A + \tfrac{1}{2} D$$

وبضرب المعادلة رقم (١) فى ٢ وطرح المعادلة الثانية منها ، فانه يمكن تقدير قيمة A :

وباحلال القيمة ($\frac{1}{4}$ A) فى المعادلة (١) يمكن تقدير قيمة :

$$\frac{1}{4} D = V_D$$

٣ ـ إذا كانت قيمة التباين الوراثى الكلى لوزن الجسم فى عمر ١٨٠ يوماً فى عشيرة من الخنازير هو ٢٥٠ رطلا ،والتباين نتيجة التأثير السيادى هو ٥٠ رطلا ، والتباين نتيجة التفوق epistasis هو ٢٠ رطلا والتباين البيئى هو ٣٥٠ رطلا ، احسب المكافىء الوراثى المحدود Narrow h^2 لهذه الصفة الكمية .

الحل :

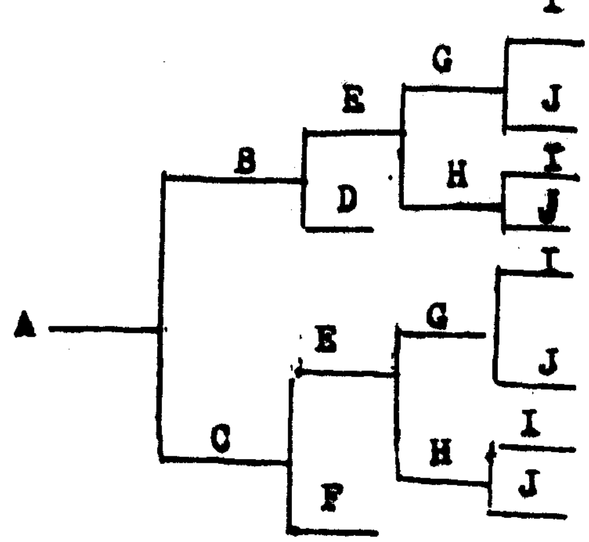
$$\sigma^2 P = \sigma^2 G + \sigma^2 E2 = 250 + 350 = 600$$

$$\sigma^2 G = \sigma^2_A + \sigma^2 D + \sigma^2 I , \quad 250 = \sigma^2 A + 50 + 20$$

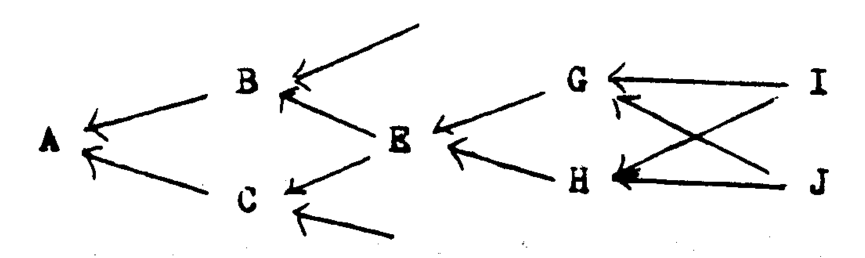
$$\therefore \sigma^2 A = 180$$

$$\therefore h^2(N) = \sigma^2 A / \sigma^2_P = 180/600 = 0.3$$

٤ ـ احسب معامل التربية الداخلية Inbreeding coefficient للفرد A فى النسل التالى :



الحل : أولا يجب أن نضع النسل فى صورة مخطط بالأسهم كالآتى :



يوجد خط مرور pathway واحد من B الى C خلال السلف E والسلف E بطبيعته مُربّى داخليا inbred .

لاحظ أن آباء E إخوة أشقاء حيث أن G و H أقرباء بنسبة ٥٠٪ وباستخدام المعادلة :

$$F_X = \tfrac{1}{2} R_{SD}$$

$$\therefore \quad F_E = \tfrac{1}{2} R_{GH} = \tfrac{1}{2}(0.5) = 0.25$$

ومن ثم فإنّ معامل التربية الداخلية Inbreeding coef. يحسب من المعادلة التالية

$$F_A = \sum \left(\tfrac{1}{2}\right)^n \left(1 + F_{anceator}\right)$$
$$= \left(\tfrac{1}{2}\right)^3 \left(1 + 0.25\right) = 0.156$$

حيث n هى عدد الأسهم التى تصل الفرد (A) من خلال أحد الأبوين (B) رجوعا للسلف المشترك (E) ثم رجوعا مرة أخرى للأب الثانى (C) .

---

* بعض المراجع المختارة *

Goodenough, Ursula (1984): Genetics 3rd edn. Holt - Saunders, Japan.

Falconer , D.S. (1983): Introduction to Quantitative Genetics, 2nd edn. Longman , London and New York.

Mather, K. and Jinks, J.L. (1971): Biometrical Genetics 2nd edn. Chapman and Hall, London.

Stansfield, W.D. (1986): Genetics, Theory and Problems 2nd edn. McGraw-Hill, Int.

Strickberger, M.W. (1986): Genetics 3rd edn. Macmillan, New York.

(تم بحمد من الله تعالى)

رقم الايداع :

رقم الايداع بدار الكتب: ٣٢٩٢/ ١٩٩٠